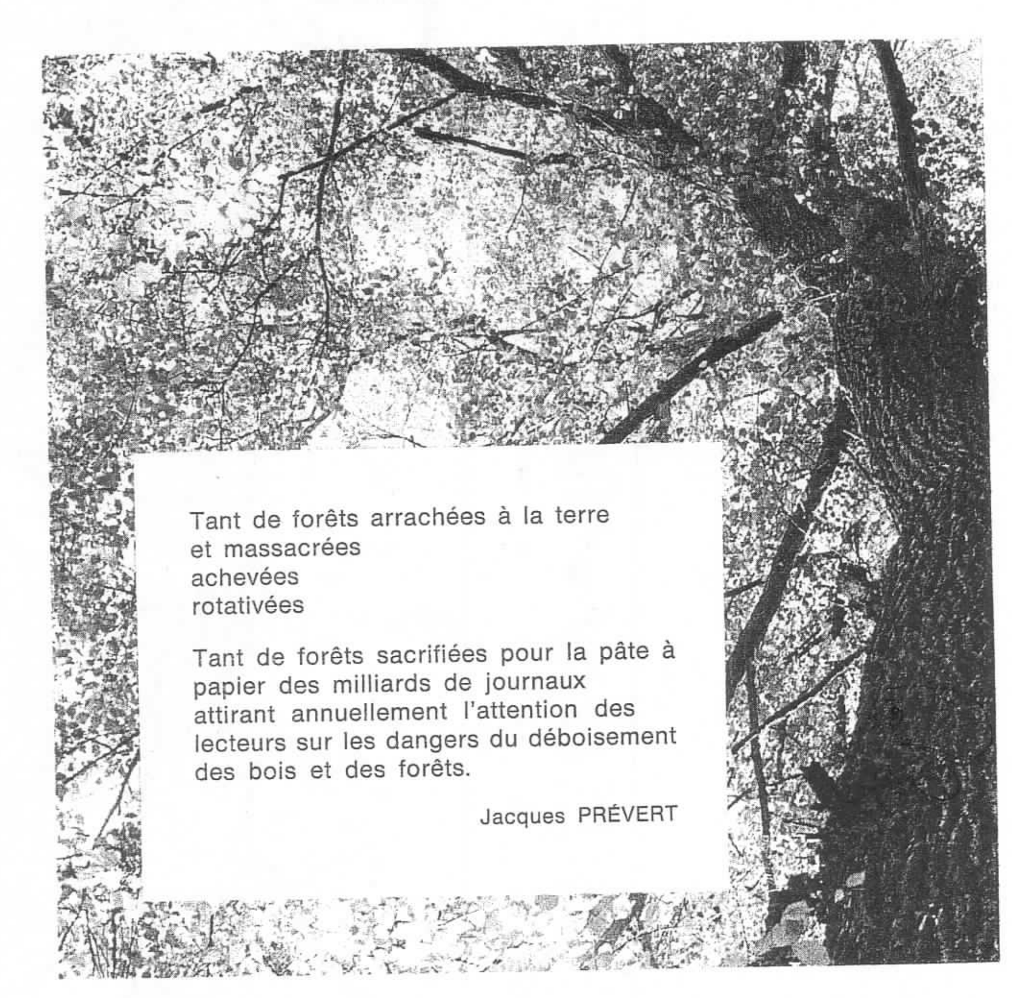
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE COLMAR
55e vol., 1972, 1973, 1974

Arbres et forêts alluviales du Rhin

par Jean Michel WALTER *



Tant de forêts arrachées à la terre
et massacrées
achevées
rotativées

Tant de forêts sacrifiées pour la pâte à
papier des milliards de journaux
attirant annuellement l'attention des
lecteurs sur les dangers du déboisement
des bois et des forêts.

Jacques PRÉVERT

* Laboratoire d'écologie végétale, Institut de Botanique, 28, rue Goethe - 67083 STRASBOURG - CEDEX F

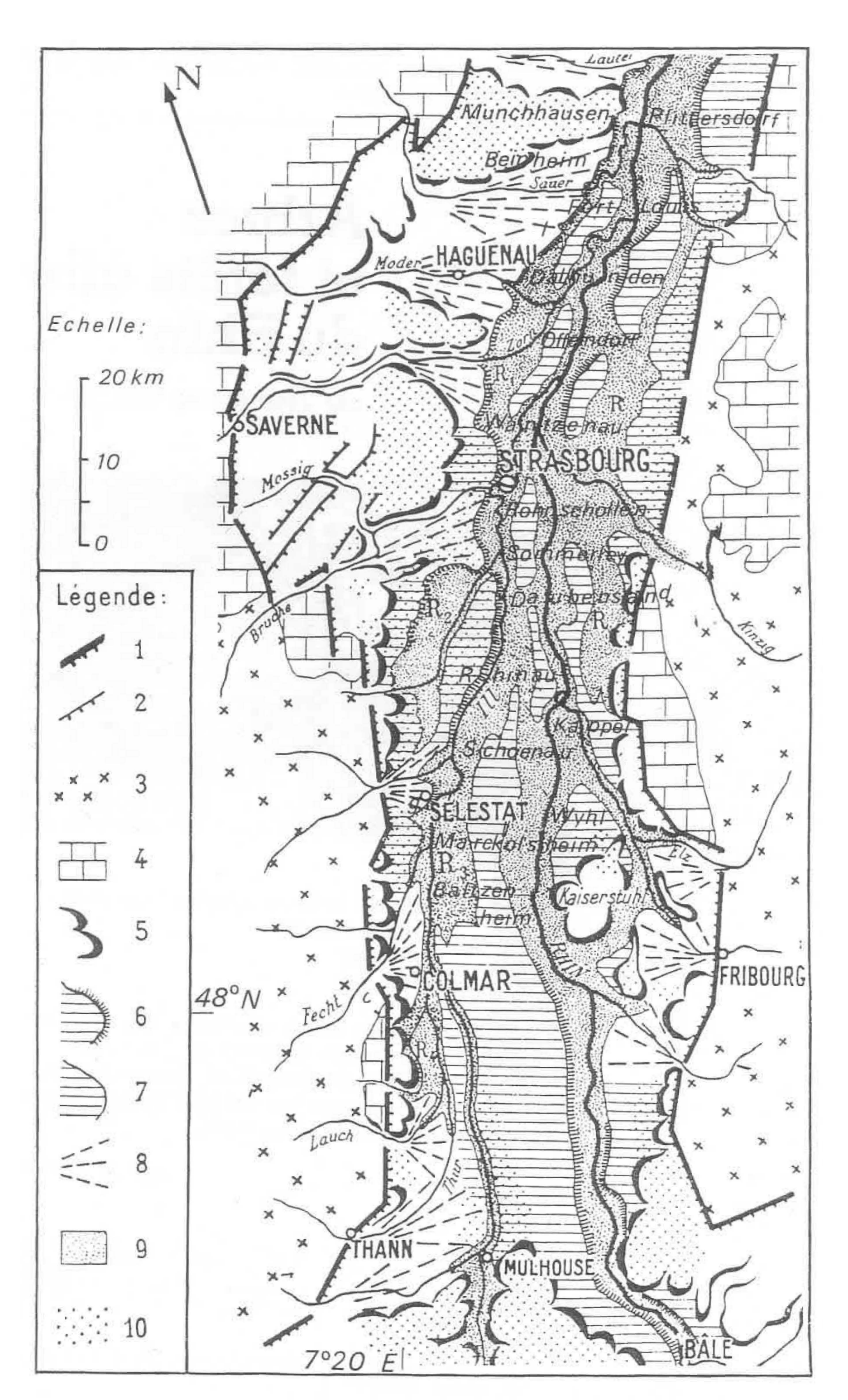

N
Echelle:
20 km
10
0
Légende:
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Munchhausen
Beinheim
Sauer
HAGUENAU
Moder
SAVERNE
Mossig
STRASBOURG
Bruche
Kinzig
SELESTAT
Wyhl
Kaiserstuhl
Elz
COLMAR
48°N
Fecht
FRIBOURG
Lauch
Thur
THANN
MULHOUSE
BÂLE
7°20 E

Fig. 1 – Schéma structural du fossé rhénan en Alsace-Bade. En italiques, sites forestiers rhénans relictuels.

1 : faille bordière principale
2 : autre faille influant sur la topographie
3 : massif ancien
4 : couverture gréseuse permo-triasique
5 : bord d'une région de collines
6 : basse terrasse avec rebord net
7 : basse terrasse sans rebord net
8 : cône alluvial se raccordant à la basse terrasse
9 : plaine alluviale actuelle et Ried (R1 : ried de HOERDT, R2 : de l'ANDLAU, R3 : de SÉLESTAT, R4 : de ROUFFACH)
10 : placage de lœss.

D'après JUILLARD, E., 1949.

RÉSUMÉ

Relation d'une tournée de la **Société d'Histoire Naturelle de Colmar** dans les forêts riveraines du RHIN, le 27 avril 1975, et réflexion sur les thèmes abordés.

Rappel des conditions écologiques de la forêt alluviale rhénane. Dévastations forestières récentes et inquiétudes sur l'avenir des lambeaux restants. Urgence de la protection intégrale des derniers sites rhénans originels et des rares massifs forestiers subprimaires d'Europe.

Connaissances fragmentaires des aspects les plus fondamentaux de la vie, de la régénération, de la structure, de la diversité et de la stabilité des forêts vierges tempérées, comparées à celles des forêts des zones chaudes. Recherche d'autres modèles dynamiques, en particulier architecturaux et sylvigénétiques, que des modèles sylviculturaux européens traditionnels, pour expliquer la forêt en tant que processus vivant.

Architectures arborescente et forestière. Systèmes de reproduction des espèces et systèmes de régénération des forêts. Dynamique fluviale et sylvigenèse, en forêts alluviales à bois durs et à bois tendres. Les Saules et leur régression.

Âge et dimensions des arbres. Contreforts. Les arbustes : diversité et port. Architecture et rôle des lianes. Jungles à lianes en forêt alluviale et régénération forestière. Régression de la Vigne sauvage et hypothèse de sa vicariance écologique avec la Clématite, dans les conditions riveraines rhénanes.

avant-propos

La présente étude est une suite de notes ordonnées autour de planches photographiques, et présentées selon un enchaînement de thèmes abordés lors d'une tournée de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar, *le 27 avril 1975, dans les forêts riveraines rhénanes.*

Les illustrations couvrent un champ d'observations s'échelonnant depuis le détail d'une ramification d'arbres jusqu'à la structuration de la forêt, au moins à la dimension de la maille forestière, la plus petite unité de régénération sur chablis. L'accent est mis sur les arbres, sans cependant perdre de vue la forêt. Par certains de leurs aspects les plus remarquables, les exemplaires montrés sur ces clichés se valorisent par leur forme (Planche VIII), leur dimension (Planche VII), leur rareté (Planche XII).

*Ces Planches fournissent l'opportunité de présenter diverses remarques sur l'architecture et la régénération de la forêt alluviale rhénane, comme lignes directrices de recherches futures, plutôt que dans l'approfondissement de travaux déjà réalisés. De là, dans bien des cas, elles ne font qu'effleurer de vastes sujets, sans apporter les précisions concrètes attendues. Ces limites étant définies, nos propos s'appuient sur des observations personnelles (*J. M. Walter, *1973 - 1976) et sur des éléments de bibliographie, aussi élargie que possible, traduisant notre orientation de recherches sur la structure et la dynamique forestières. Nous réservons une mention toute spéciale aux travaux de base sur l'écologie et la phytosociologie rhénanes, élaborés par* R. Carbiener *en une remarquable synthèse, ainsi qu'aux conceptions dynamiques originales de* F. Hallé *et* R. A. A. Oldeman, *dont la méthodologie souple nous paraît d'application universelle en forêt, toutes recherches qui nous ont largement bénéficié.*

*

Il est peut-être surprenant, à première vue, qu'il soit fait souvent référence, dans ces notes, aux forêts des régions chaudes. C'est la conséquence, non pas tant d'une analogie parfois profonde que revêtent divers caractères morphologiques (Planche VI), structuraux (Planches IX à XII), fonctionnels [1], de nos forêts riveraines avec ceux de forêts tropicales, que d'un besoin d'ouverture, partagé avec d'autres chercheurs des zones tempérées, vers la botanique et l'écologie tropicales [2]. Des méthodes, des concepts nouveaux et une meilleure

(1) En particulier, l'intense activité biologique du sol, attestée par la dégradation très rapide de la litière.

(2) Le qualificatif « tropical » traduit ici, au-delà des problèmes spécifiques des zones chaudes, une perspective, une position de départ, qui ont été souvent formulées avec vigueur. « *Whithout tropical orientation, Biology is lost* » (« Sans une orientation tropicale, la biologie est perdue ». Corner, E.J.H., 1946 ; –, 1949 ; –, 1964) ; « *I shall often avoid the trodden path of temperate ecology and refer to tropical phenomena. This in the first place to be more universal, but also to be more fundamental* » (J'éviterai les sentiers battus de l'écologie tempérée pour en référer aux phénomènes tropicaux. Cette démarche est en premier lieu plus universelle, mais aussi plus fondamentale ». Van der Pilj, L., 1972). La botanique est *une,* comme l'écologie.

compréhension de processus fondamentaux, nous viennent des Tropiques. En outre, le point de vue tropicaliste conduit, par comparaisons et élargissement, à expliquer plus judicieusement des structures propres aux zones tempérées (3)*. Cet approfondissement, qui au premier abord semble aller de soi, depuis les explorations botaniques des deux derniers siècles, est pourtant loin de s'achever, en Systématique, en Morphologie, comme en Biologie de la Reproduction. Trop souvent encore, le modèle tempéré est pris comme étalon, à la place de modèles tropicaux, plus généraux.*

Cette constatation est tout aussi justifiée pour expliquer l'état des connaissances sur les structures et les processus dynamiques régissant la vie et la régénération des forêts naturelles. Le clivage tropical-tempéré, dans le traitement de ces connaissances, risque d'aboutir à des généralisations hasardeuses, surtout si elles ressortent d'une conception exclusivement tempérée, et de surcroît, européocentrique.

En plus, « bien que les régions forestières tempérées nordiques et arctiques soient relativement bien connues pour leur flore, notre connaissance des aspects les plus fondamentaux de l'écologie de leurs forêts primaires est aussi précaire qu'elle l'est pour les forêts tropicales (4) *». Depuis la remarque de* Jones, *ces connaissances se sont accrues davantage sur les forêts tropicales que sur les forêts tempérées et froides. Cet aspect semble paradoxal. D'une part l'intérêt de mener des études sur les problèmes de dissémination, de spéciation, de diversité biologique, de structure, de stabilité, etc. a plus attiré les chercheurs vers les Tropiques, qu'il n'en a retenu sur les zones tempérées. D'autre part, la rareté des forêts primaires tempérées – les forêts feuillues, plus riches et variées, ont été dévastées avant les forêts résineuses – la désaffection de beaucoup de chercheurs envers les études structurales, surtout en Europe, expliquent, au moins partiellement, cet état des choses.*

*

De ce bref aperçu ressort le recours constant à l'explication sylviculturale des processus forestiers vivants, du moins telle qu'elle est couramment présentée en Europe occidentale. Pour utile qu'elle soit lorsqu'elle concerne les forêts cultivées, cette grille ne nous livre qu'un aspect de la réalité forestière, même si celle-ci est largement majoritaire en Europe. Appliquée aux forêts naturelles, elle se révèle inadéquate et ne conduit, au mieux, qu'à une représentation appauvrie. Les modèles sylviculturaux stéréotypés des Sapinières, Pessières, Pineraies, Chênaies-Hêtraies d'Europe occidentale et centrale ne rendent compte que de structures hautement artificialisées, donc simplifiées. En outre, le caractère exceptionnel des forêts européennes, au sein de la forêt mondiale

---

(3) Tels nous apparaissent quelques prolongements possibles de l'œuvre de F. Halle et R.A.A. Oldeman (voir plus loin). Rares sont les travaux de botanique tempérée qui, à notre connaissance, ont tenté ce rapprochement. Il est intéressant de citer, pour l'Europe, l'ouvrage déjà ancien de R. Scharfetter (1953). Il y est fait référence constante à des héritages tropicaux et paléo-tempérés, dans les observations sur la phénologie des végétaux ligneux d'Europe tempérée, sur leur mode de ramification et leur architecture. En Amérique du Nord, plus récemment, P.B. Tomlinson et A.M. Gill (1973) ont esquissé une synthèse, tenant compte des acquisitions sur l'architecture de l'appareil végétatif des plantes ligneuses tropicales *et* tempérées.

(4) *« Though the northern temperate and arctic forest regions are reasonably known floristically, our knowledge of the more fundamental aspects of the ecology of their primeval forests ist almost as scanty as that relating to tropical forests »* (Jones, E.W., 1945).

(H. Gohl, E. Krebs, 1975), est trop souvent ignoré : extrême pauvreté en espèces ligneuses, longue histoire humaine de ces forêts (M. Devèze, 1965 ; Y. Betolaud, 1967), qui en a orienté la composition et la structure dans des directions particulières. Bien plus mystérieuses encore nous apparaissent les forêts sempervirentes méditerranéennes – il en subsiste de fort remarquables lambeaux en Corse et en Yougoslavie – dans leur architecture et leur cycle naturel de rajeunissement, malgé les nombreux travaux phytosociologiques et écologiques qui leur ont été consacrés (importante bibliographie dans : I. Horvat et coll., 1974 ; M. Rapp, 1971). Quant aux forêts alluviales, leur connaissance n'est qu'exceptionnellement fondée sur des études structurales (H. Heller, 1963).

*En fait, c'est en Europe boréale et centre-orientale montagnarde, où subsistent quelques massifs intacts, que des forêts de Conifères, pures ou mixtes, ont fait l'objet d'études approfondies (*Urwaldforschung*), sur lesquelles s'appuient nos connaissances de forêts naturelles tempérées (*S. S. Trebugov, *1941 ;* E. W. Jones *1945, op. cit. ;* J. Fröhlich, *1945, 1947 ;* K. Zukrigl et coll., *1963 ;* I. Popescu-Zeletin, R. Dissescu, *1964). Or, il s'agit d'écosystèmes submarginaux, hautement simplifiés, à mode de rajeunissement de type catastrophe séculaire, ce qui n'exclut pas le chablis ponctuel – en l'occurrence trop mal connu, comme nous venons de le dire – et abusivement utilisé comme référence.*

Sur les forêts mixtes feuillues de plaine européenne et proche-orientale, par contre, les recherches structurales dynamiques sont inexistantes, à notre connaissance, dans les conditions de forêts inexploitées, exceptions faites de l'étude de J. Bouchon, G. Lemée et coll. *(1973), qui ont cartographié. dans une réserve biologique de la* Forêt de Fontainebleau, *la structure de la végétation, y compris les chablis, et d'observations plus anciennes de* J. Fröhlich *(1947), à moyenne altitude, dans le Sud-Est européen, de* R. Rol *(1956), de* L. Emberger *et* H. Sabeti *(1962), sur les forêts vierges hyrcaniennes (au Sud de la Mer Caspienne).*

*

*L'intérêt scientifique des recherches en forêts non exploitées n'est plus à démontrer (*G. Lemée, *1966). L'approche structurale et fonctionnelle de la forêt y trouve un terrain irremplaçable, pour l'analyse des processus suivant leur dynamique propre, commandée par le milieu extérieur et le milieu intérieur de la communauté (*V. Sukachev, N. Dylis, *1964). Les conséquences pratiques tirées de l'observation de forêts naturelles se sont, depuis longtemps, traduites dans la sylviculture, en particulier selon les procédés de la régénération naturelle (*J. Venet, *1967-1970). Certaines méthodes, très élaborées, de « gestion de la régularité et de l'irrégularité des structures » (*M. Boudru, *1968 ;* W. Trepp, *1974 ;* L. Bourgenot, *1975) sont largement inspirées des structures et dynamiques de forêts vierges, d'abord connues empiriquement et transposées à des fins de culture. Il est intéressant de remarquer que le problème de la transformation de forêts vierges* (Urwald) *en forêts cultivées* (Wirtschaftswald) *s'est posé, en Europe, jusqu'à des temps récents (Europe sud-orientale, Balkans :* J. Fröhlich, *op. cit.).*

*Cependant, si l'idée inverse de laisser à la nature des surfaces forestières, si petites soient-elles, dans des limites compatibles avec la stabilité de l'écosystème, est parfois admise dans des buts scientifiques, elle s'est fort peu concrétisée jusqu'à ce jour. L'*Urwald von Morgen (Bannwald : H. Dietrich et coll.,

1970 ; A. Barthelmess, *1972), à statut de non-intervention, hors aménagement, à l'abri des préoccupations économiques, si souvent réclamé, ne s'est guère projeté dans la réalité, par la création de ce réseau de massifs « où survivraient les multiples visages de la forêt européenne et les témoins primitifs de sa flore et de sa faune »* (A. Noirfalise, *1968).*

Alors que l'image de la forêt vierge tropicale est banale et acceptée en Europe, parce qu'elle est lointaine, celle de la forêt vierge tempérée éveille aussitôt des représentations affectives chargées de crainte, tant elle est altérée par une mythologie, que l'attitude citadine actuelle envers la nature (F. Terrasson, *1973 ;* R. Ballion, *1975 ;* P. Roisin, *1975) n'aide pas à dépasser. Une telle attitude, rationalisée, est souvent exploitée dans le but d'empêcher la création de ces « forêts vierges de demain », et de supprimer les très rares réserves intégrales forestières existantes, considérées parfois comme un luxe exorbitant, de même que les recherches susceptibles d'y être menées. L'inculture est alors identifiée à une absurdité, sinon à un scandale* (C. Jacquiot, *1973). La visite de forêts laissées à la nature depuis des siècles* (Old Growth Forests), *telles les remarquables hautes futaies des* Beaux-Monts, *en* Forêt de Compiègne, *de la* Tillaie, *du* Gros-Fouteau, *en* Forêt de Fontainebleau, *dans l'Île de France, laisse, à l'observateur attentif, une impression profonde, subjective, d'incomparable beauté, mais permet aussi une appréciation objective, comparative, aidant à comprendre et à mesurer les différences considérables les séparant des forêts cultivées* (L. Bourgenot, *1973). Sans nous étendre sur les motivations et les attitudes humaines en face de la nature, nous ne pouvons souscrire à l'affirmation fréquemment formulée, selon laquelle une forêt abandonnée à elle-même serait vouée à l'anarchie, à la dégénérescence, puis à la disparition. Il est bien évident qu'une forêt se perpétue par elle-même, tant que les conditions ambiantes, climatiques et autres, sont en sa faveur, grâce au* système de reproduction *de ses espèces composantes, et à leurs moyens de dissémination, comme au* système de régénération, *ou* de rejeunissement, *propre au type forestier, sélectionnés au cours de l'évolution. Une forêt peut vivre sans l'homme, elle se perpétue sans lui. Cela a été dit souvent, et est conforme à l'évidence historique aussi bien qu'aux plus récentes connaissances sur l'équilibre thermo-dynamique de la forêt vierge* (R.A.A. Oldeman, *1974a), de son homéostasie, ou capacité d'auto-régulation, qui assure sa croissance, sa maintenance, sa régénération, sa diversité, sa stabilité* (R.H. Whittaker, *1965 ;* T. Kira, T. Shidei, *1967 ;* O. Stocker, *1969).*

*

En définitive, pour tenter de comprendre la forêt dans ses structures et en tant que processus vivant (R.A.A. Oldeman, *1976), il nous paraît indispensable de tenir compte de cette face inconnue des forêts tempérées que sont les forêts naturelles, non exploitées, dans la mesure, déjà très précaire, où nous pouvons encore bénéficier de leur survivance.*

Une meilleure ouverture sur les connaissances acquises en zones tropicales fournit par ailleurs (R. Carbiener, *1970), non seulement de nouveaux outils conceptuels et méthodologiques, mais permet aussi une appréhension plus judicieuse des structures et processus forestiers tempérés. A partir de ceux-ci, les forêts tropicales finiront, à leur tour, par n'être plus considérées comme appartenant à un monde isolé.*

Des études structurales et dynamiques (évolution, diversité, stabilité des

communautés), convenablement orientés vers leurs prolongements fonctionnels, au niveau de l'écosystème, peuvent contribuer à rendre plus vivante et proche de la réalité, l'image de la forêt naturelle et, par comparaison, celle de la forêt cultivée. La définition scientifique de la forêt, qui n'a encore pu être approchée de manière satisfaisante, en serait, probablement améliorée.

*

*C'est dans cette perspective que nous fondons, en partie au moins, l'espoir de voir préservées, non pas l'ensemble des forêts, ce qui serait absurde, mais quelques-unes des plus remarquables forêts alluviales de la plaine rhénane, non seulement celles bordant le fleuve lui-même, comme aussi celles de ses tributaires, avec les paysages aquatiques associés, formant un écosystème alluvial complexe. Ainsi, un chapelet de réserves forestières pourrait être créé, tenant compte des variations de composition et de structure, observées suivant les profils longitudinal et transversal du système fluvial (*J.M. WALTER, *1973,* op. cit. ; - *1974 ;* R. CARBIENER, *1974a). Sans la création urgente de ces « aires naturelles » (*P. DUVIGNEAUD, *1974, p. 232), avec leurs réserves biologiques intangibles, couvrant les derniers massifs et paysages rhénans encore dignes d'intérêt :* MARCKOLSHEIM-MACKENHEIM, RHINAU-DIEBOLSHEIM, DAUBENSAND, ERSTEIN-SOMMERLEY, *au sud de* STRASBOURG, OFFENDORF *et* SELTZ-MUNCHHAUSEN, *au nord, pour ne mentionner que la forêt rhénane d'Alsace, toutes les considérations sur l'écologie des régions riveraines rhénanes seraient vaines, ou n'auront servi qu'à alimenter un éloge posthume.*

*L'avenir des forêts alluviales est particulièrement crucial. Partout dans le monde, elles subissent une réduction drastique, tout particulièrement à la suite des travaux de plus en plus gigantesques, qui accompagnent l'asservissement des cours d'eau (*R.T. OGLESBY, et coll., *1972). Au long du* RHIN, *d'épaisses forêts quasi continues, ont joui d'une relative protection jusqu'après la dernière Guerre, par leur contribution, avec le fleuve, à l'« opacification » de la frontière entre l'Alsace et le Pays de Bade, constituant un* no man's land. *Depuis, la situation est renversée (*R. CARBIENER, *1974a,* op. cit.). *Les derniers lambeaux de forêts riveraines rhénanes risquent de disparaître, inutilement massacrés, comme ceux du* RHONE, *et bientôt ceux du* DANUBE (G. WENDELBERGER, et coll., *1975). Nous ne pouvons taire l'effarente dévastation qui se poursuit aujourd'hui, dans l'indifférence générale*([5])*, et anéantit les paysages rhénans les plus remarquables, au mépris des bienfaits bio-sociaux que les populations riveraines pouvaient en tirer, emportant définitivement l'objet d'une connais-*

([5]) Cette perte de la substance vive des paysages rhénans, entrée dans sa phase définitive, est pourtant gravement ressentie par beaucoup de ceux qui, natifs de la région, y étaient très attachés, ou étrangers, qu'elles remplissaient d'étonnement, ou d'admiration et qui luttent pour la sauvegarde de leurs lambeaux les plus significatifs.

La dévastation n'est pas seule en cause. L'uniformisation, la banalisation des forêts de la plaine, comme de celles des Vosges, ont pris ces dernières années une tournure inquiétante. Alors que la Saulaie inondable *(Auenwald)* cède aux monocultures de Peupliers et aux gravières, l'Aunaie marécageuse *(Bruchwald)* subit d'irréversibles assèchements. Ainsi, avec le drainage de l'Aunaie de FORSTFELD (à l'est de la Forêt de HAGUENAU), s'en va l'unique échantillon encore remarquable dans la région pour ce type forestier, ceux des Rieds étant depuis longtemps dégradés. La diversité forestière, qui était particulièrement notable pour un si petit espace comme la région moyenne du RHIN, s'effondre à une cadence accélérée. En faisant cette constatation, nous ne prônons pas l'immobilisme, qui chercherait à figer éternellement les paysages dans des composantes immuables, mais soulignons une forme de dégradation des richesses naturelles et culturelles, qui trouvaient leur origine dans la *diversité* et la *complémentarité* des milieux.

*sance, qu'un intérêt trop tardif pour l'écologie des milieux alluviaux rhénans ne permettra plus d'acquérir. Il s'agit pourtant d'espaces naturels complexes, marginaux, appartenant aux zones humides européennes, fragiles et de ce fait extrêmement menacées par les activités humaines, d'importance biologique et culturelle considérable, et justiciables des préoccupations scientifiques internationales les plus pressantes (*UNESCO, UICN-projet MAR*). Il est consternant de vérifier, qu'au cœur de l'Europe surpeuplée, ces forêts, marais, cours d'eaux les drainant, qui représentent un legs exceptionnel, ne jouissent pas de la moindre protection, et n'ont suscité aucun inventaire quelque peu systématique, voir document annexe* (6)*, dans une région disposant d'un potentiel scientifique élevé. La tragédie de la forêt et de la nature européennes n'en est que plus évidente. Combien paraissent dérisoires, après quelques années, les suites de la Conférence Européenne de la Conservation de la nature, à* STRASBOURG *(09-12/02/1970), dans le cadre de* l'Année Européenne de la Conservation de la Nature (M.E. MALDAGUE, *1970), lorsque nous confrontons les espoirs d'alors et la réalité rhénane d'aujourd'hui !*

*

*Nous ne ferons pas de présentation générale des forêts alluviales rhénanes, pas plus que leur mise en place dans le paysage régional d'Alsace-Bade (Fig. 1), ni le rappel de leur intérêt biogéographique (*R. CARBIENER, *1969 ; - 1970,* op. cit. ; *- 1974b). Que soit seulement souligné leur statut de formation végétale intrazonale, parmi les groupements forestiers de la région, c'est-à-dire déterminée par l'influence prépondérante d'un facteur particulier, qui estompe celle du climat général : la dynamique d'un fleuve proglaciaire alpin. Elles ne forment donc pas un véritable climax (*H. WALTER, *1968 ; - 1973). Leur agencement traduit l'interférence du dynamisme fluvial, extérieur, avec celui, interne, de la végétation (*Auen-Zyklus : H. ELLENBERG, *1963). Le paysage naturel, ou semi-naturel, très dynamique avant correction du fleuve, en est d'une particulière complexité. Son étude également, fascinante.*

Nous voudrions, au vu des quelques planches photographiques, à la lecture du développement des légendes, des références bibliographiques les accompagnant, introduire à l'étude des arbres qui composent ces extraordinaires forêts.

*

Monsieur le Professeur R. CARBIENER *et Madame* B. CLÉMENT *ont bien voulu relire le manuscrit et nous faire part de leurs conseils. Qu'ils en soient vivement remerciés.*

---

(6) Un tel inventaire nous parvient, au moment de mettre sous presse [SOLMSDORF, H., LOHMEYER, W., MRASS, W., 1975 : Ermittlung und Untersuchung der schutzwürdigen und naturnahen Bereiche entlang des Rheins (Schutzwürdige Bereiche im Rheintal). *Schr. für Landschaftspflege und Naturschutz, 11,* 186 p., 18 fig., 30 photos, Bonn-Bad Godesberg]. Cette étude est assortie d'un atlas, avec nombreuses cartes (160) au 1 : 50 000e.
1976 est l'Année des zones humides européennes (*Les zones humides et la vie,* Conseil de l'Europe, STRASBOURG).

planche I

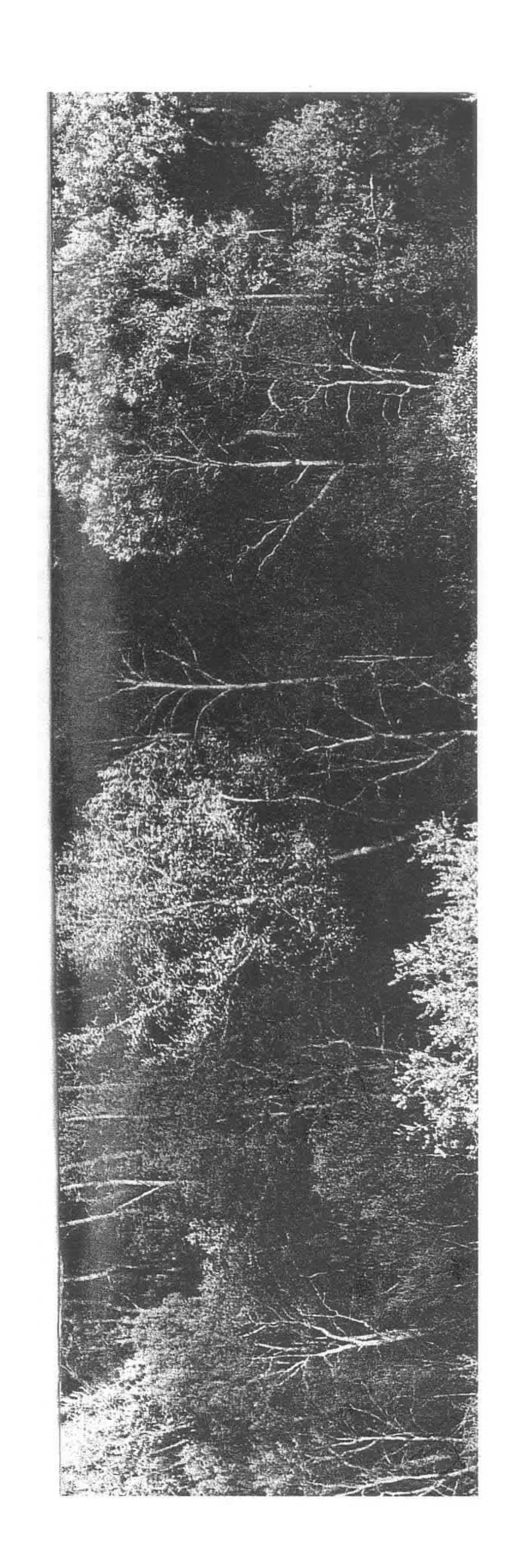
Forêt alluviale rhénane à bois durs (**Hartholzauenwald : Querco-Ulmetum** Issl. 24), en vue aérienne au début du printemps. L'arbre au feuillage d'un blanc éclatant est un Peuplier blanc, essence à bois tendre. D'autres arbres, à droite, dont les cimes apparaissent en gris clair, sont des Ormes en fructification (Samares). Certains arbres, enfin, ne sont pas encore en feuillaison (Frênes). De cette photo se dégage l'impression, globale, d'une hétérogénéité de la végétation, à grande échelle [1], interne au même type forestier, et soulignée par : 1) l'irrégularité de la voûte, due aux différences d'âge, d'architecture des cimes, d'espace vital, entre les arbres, et à la présence de trouées ; 2) la diversité des espèces, manifestée dans les aspects phénologiques (variations des tonalités spécifiques : floraisons, fructifications, feuillaisons, au printemps, et en automne, vieillissement foliaire).

Fin avril 1974.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

Le complexe alluvial, dont le substrat est mis en place et modelé par la dynamique fluviale, commande la répartition des unités de végétation et compose un macro-paysage hétérogène et harmonieux. Il est hétérogène dans ses nombreux éléments : eau libre, substrat nu, ceintures de végétation (zonation), lisière, au long des anastomoses fluviales. Deux types forestiers majeurs le caractérisent, en plaine rhénane : la Saulaie-Peupleraie, sur terrain instable, l'Ormaie à Chênes sur terrain plus stable. Il est harmonieux par l'interdépendance de ses parties, qui peuvent avoir entre elles des relations génétiques fort complexes, comme l'interférence de processus d'évolution linéaire (conquête de sol nu, édification de types variés de végétation, pouvant aboutir à la forêt) et cyclique (destruction et reconstitution de la forêt, par révolution naturelle) de la végétation. La zonation, observée suivant divers gradients écologiques (MOOR, M., 1969), ajoute à la complexité du cycle alluvial (ELLENBERG, H., 1959 ; –, 1963, *op. cit.).* La structure et l'évolution de la végétation alluviale ne peuvent donc être appréhendés qu'à travers ces multiples interférences.

L'hétérogénéité à l'échelle du macro-paysage, suivant le profil transversal du système alluvial – bourrelets fluviatiles, dépressions marginales, levées-terrasses – se retrouve à l'échelle du micro-paysage (WENDELBERGER, G., 1973), formant les plus petites unités hydro-géomorphologiques du lit majeur,

(1) La photo est trop oblique, et à trop grande échelle, pour une représentation quelque peu synthétique de la mosaïque des cimes. Celle-ci apparaît nettement sur des vues verticales du toit de la forêt rhénane, à plus petite échelle, et que nous publierons ultérieurement.



les îles fluviatiles, dans le système d'anastomoses caractéristiques du cours moyen du Rhin (« îles du Rhin »). Entre deux berges de *Giessen* se succèdent, en effet, levées, dépressions, bancs, de façon souvent répétitive. Les unités de végétation, appartenant à la même association ou à des associations différentes, se relaient suivant ces gradients topographiques-granulométriques et lumineux (lisières). L'hétérogénéité forestière a aussi un déterminisme interne, qui se traduit par des alternances ou des substitutions d'essences, au cours du temps en une même station (révolution naturelle).

Au total, un agencement horizontal de motifs structuraux plus ou moins réguliers s'accorde avec les variations du milieu extérieur, mais il est souvent perturbé par le dynamisme interne de la forêt. Un fil directeur pour l'étude de cette hétérogénéité forestière est l'inventaire linéaire, recoupant le gradient hydro-géomorphologique, maximisant ainsi l'influence du milieu extérieur sur la distribution des espèces et la structure, et perpendiculairement à celui-là, maximisant le dynamisme propre de la végétation.

L'hétérogénéité exo-endogène (causée par les variations du milieu extérieur, et interne à la végétation) de la structure naturelle (GOUNOT, M., 1969) est souvent brouillée par l'intervention sylvicole, plus ou moins intensive suivant les lieux, problème que nous n'abordons pas, provisoirement, dans cette note.

Les *processus vivants,* internes à la biocénose, et qui sont à l'œuvre dans les structures et dynamiques forestières, nécessitent plus d'attention qu'il ne leur est accordée habituellement dans les travaux phytosociologiques ou phytocénotiques. Rares sont ceux qui, à notre connaissance, ont abordé les relations explicatives entre les observations sur la structure de la végétation et l'étude des processus, tels ceux de la dissémination des espèces (MOLINIER, R., MÜLLER, P., 1938), ou de la prédation par les herbivores (JANZEN, D.H., 1970). Le plus souvent ne sont considérés, que les structures, ou les processus, isolément. Pourtant, les recherches sur la compétition (LEMOINE, B., 1975), la distribution, la structure et la dynamique des populations (OKALI, D.U.U., 1966 ; LABERCHE, J.C., 1971), l'écospéciation et la variabilité génécologique (GALOUX, A., 1969) des espèces ligneuses, sont susceptibles de concourir avantageusement à l'explication des structures forestières, à condition de tenir compte de l'écologie des paysages (GOMEZ-POMPA, A., 1971 ; STERN, K., ROCHE, L., 1974).

planche II

Vue zénithale de la voûte forestière, ou canopée, en forêt alluviale à bois durs, sur dépression marginale, en arrière d'une levée.

10 juin 1975, à 10 h. Ciel couvert (lumière diffuse). Objectif f = 28 mm, filtre vert, à 1,50 m du sol.

Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

La proportion de ciel occulté par la végétation – feuillage, fleurs, fruits, rameaux, branches, troncs – ou « couvert angulaire », interceptant une partie du rayonnement incident, est liée aux caractères et propriétés des cimes, ainsi qu'à leur arrangement à travers l'architecture forestière.

Dans une forêt mature, les strates réunissent les appareils producteurs chlorophylliens, comme capteurs et transformateurs de l'énergie solaire, en zones de concentration de cimes. Ces « écrans forestiers » sont définis par leur hauteur au-dessus du sol, leur épaisseur et densité, et par des paramètres foliaires (SLOOVER, J.R. de, et coll. 1965 a et b ; GRULOIS, J., 1967) : morpho-anatomie, dimensions, orientation, arrangement et distribution des feuilles dans les cimes, teneur en chlorophylle, variables suivant les espèces et les stades de développement. Ils traduisent les états physiologiques définis, au niveau des frondaisons, placées dans des conditions écologiques précises (LARCHER, W., 1973, p. 24-36). De telles observations conduisent à élaborer des modèles structuraux et fonctionnels de canopées, en liaison principalement avec le climat lumineux (1) et la productivité primaire (CHARTIER, P., 1966 ; KIRA, T., et coll., 1969).

La canopée forestière est loin de présenter une structure statique. HORN, S.H. (1975), dans une forêt caducifoliée d'Amérique du Nord, a étudié une succession de groupements ligneux, au cours de la reconstitution forestière. Il utilise, en particulier, les structures de cimes, propres à chacune des phases, comme élément architectural dans sa modélisation de la dynamique forestière. L'architecture des cimes, qui composent la canopée, est commandée essentiellement par la structure génétique des espèces (modèles architecturaux : Planche III), mais aussi par les vicissitudes encourues lors de la croissance des arbres, sous l'effet de la compétition et des traumatismes. L'agencement réciproque des cimes s'établit au cours de la « sylvigenèse » (révolution naturelle), sous forme d'« ensembles forestiers », définissant l'architecture forestière.

En effet, les écrans forestiers superposés, ou intriqués de façon complexe, se répartissent en « ensembles forestiers », qui ne recouvrent cependant qu'en partie la notion habituelle de stratification (OLDEMAN, A.A., 1974 a et b). Celle-ci implique une régularité de la structure qui n'est que temporairement réalisée en un point donné d'une forêt naturelle. Plus généralement, la notion d'ensembles forestiers s'applique dans toute situation forestière, quelle que

(1) Les techniques employant les photographies hémisphériques de la voûte permettent d'aborder efficacement l'étude du climat lumineux de la forêt (BECKER, M., 1971 ; DUCREY, M., 1975), dans une perspective architecturale.


P.p.
F.e
C.s.
U.l.
A.g.

soit la phase du cycle de la révolution naturelle. Ainsi se conçoit l'*architecture forestière,* en tant qu'image instantanée de la structure. Elle conduit à une appréhension multivariée de celle-ci (WALTER, J.M. 1976, op. cit.), à travers l'évolution spatio-temporelle de la forêt, en une station déterminée (structures verticale et horizontale, dans leurs manifestations synchronique – l'image instantanée qu'en est l'architecture – et diachronique – les images architecturales successives, dans le temps). Ces conceptions sont suggérées dans la terminologie (OLDEMAN, R.A.A., 1974a, op. cit.).

Dans l'exemple montré sur la Planche, l'architecture est complexe. L'intrication des ensembles forestiers rend la lecture du cliché difficile, à première vue. On peut reconnaître, cependant, convergeant vers le centre de la photo, l'ensemble structural supérieur (III), formé par les gros troncs et les cimes éclairées d'un Orme diffus (U.l.), en bas à gauche, et d'un Frêne (F.e.), à droite ; l'ensemble structural moyen (II) constitue une strate sous-jacente, avec un Merisier à grappes (P.p.), dont on distingue bien la base de la frondaison, à feuillage planophile (orientation subhorizontale des feuilles), en haut du cliché ; l'ensemble structural inférieur (I), un Cornouiller sanguin monocaule, en bas à droite (C.s.), masque un Aune glutineux (A.g.), en transit vers le toit de la forêt. L'Aune poursuit sa croissance en hauteur et l'expansion de sa cime, avant d'intégrer l'ensemble structural III. L'Aune compose l'ensemble d'avenir, les autres arbres l'ensemble du présent. L'ensemble du passé – arbres morts ou dépérissants – n'est pas représenté. Entre les ensembles forestiers discontinus apparaissent les trouées, laissant filtrer le soleil vers le sol (taches de soleil) (2).

Cette description de l'architecture forestière, pour rudimentaire qu'elle soit, permet d'entrevoir, dans le champ restreint de la photo, l'organisation pluridimensionnelle de la forêt. Ponctuelle à l'échelle de la forêt tout entière et des processus de la sylvigenèse, qui sont de longue durée, cette perspective se complique, à mesure que nous étendons notre champ de perception. Une approche très originale de cette complexité structurale est d'envisager l'architecture forestière à travers l'architecture arborescente (HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., 1970). Elle permet d'éviter « deux erreurs fondamentales et également fâcheuses : celle de ne pas voir les arbres à cause de la forêt, et celle de ne pas voir la forêt à cause des arbres » (OLDEMAN, R.A.A., 1974b, op. cit.).

---

(2) Les espèces participant à la charpente de l'édifice forestier rhénan ont une cime très perméable à la lumière *(Lichtkrone).* La forêt rhénane est une « futaie claire » (BOUDRU, M., 1968, *op. cit.).* Celle-ci *(Lichtholzwald)* est à ne pas confondre avec la « forêt claire », ou forêt clairiérée naturelle, comme il s'en trouve en Alsace dans les parties les plus sèches de la Hardt, sur cailloutis rhénans, ou sur quelques collines prévosgiennes, à Chêne pubescent.

planche III

Périphérie de la cime d'un jeune Orme champêtre, en position libre dans un fourré de reconstitution forestière.

Début mars 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

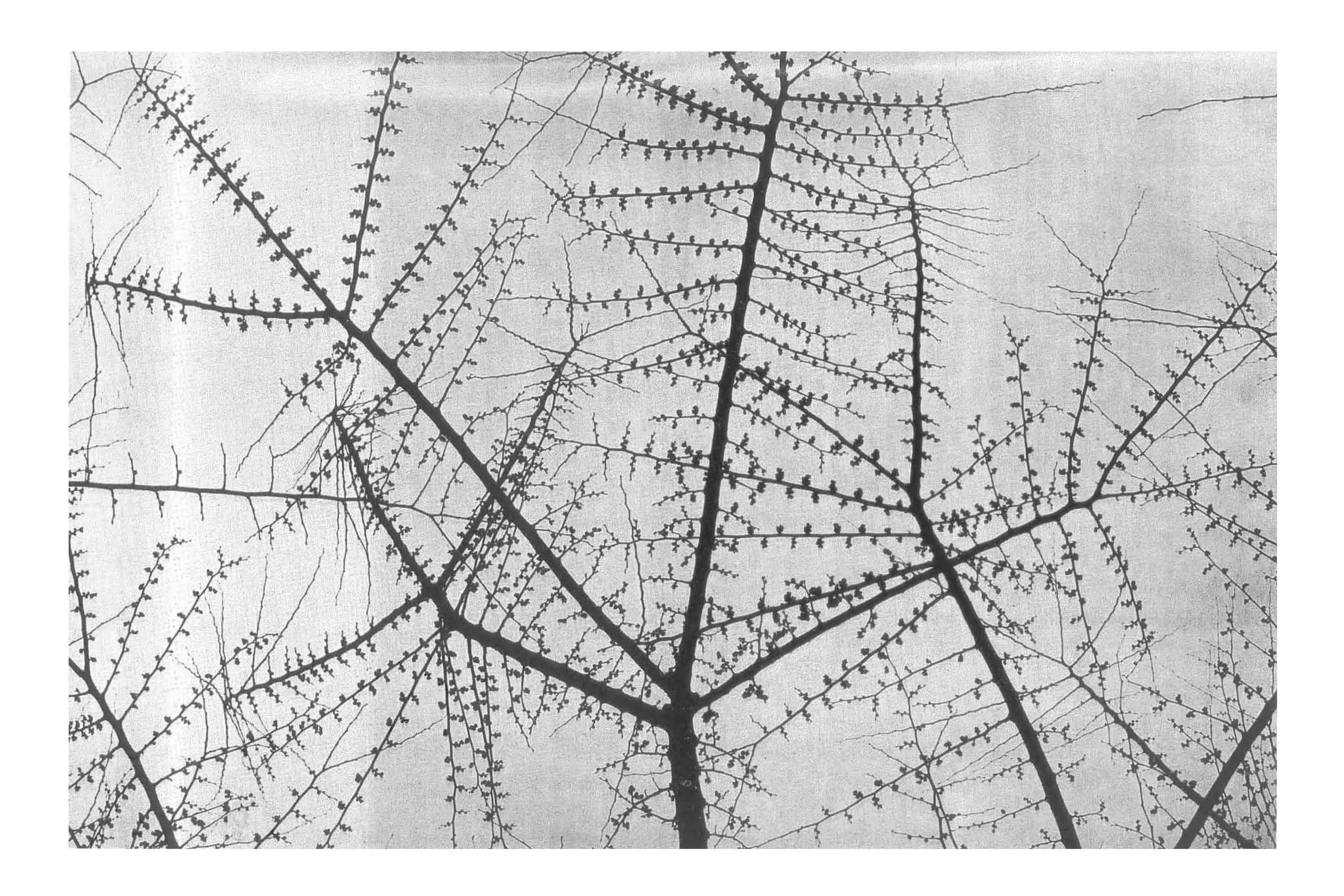
La floraison précoce (Mars), la fructification (Avril), avant la feuillaison (Mai), dénotent un remarquable déphasage phénologique, par rapport aux rythmes habituels dans nos régions. Ce comportement est à rapprocher de celui d'autres espèces, Lierre, Gui, Houx, Cornouiller mâle, entre autres, qui dans nos Flores sont des reliques Tertiaires (SCHARFETTER, R., 1953, op. cit. ; GEISSERT, F., 1962 ; – , 1969 ; WALTER, H., STRAKA, H., 1970). Soulignons, à ce propos, qu'aucune étude de périodicité n'a été réalisée, à notre connaissance, sur les forêts rhénanes (1), les plus complexes à cet égard, comme le sont aussi les forêts danubiennes (WENDELBERGER-ZELINKA, E., 1952 ; KARPATI, I., KARPATI, V., 1962) et rhôdaniennes (TCHOU, Y.T., 1948-1949).

La faible inclinaison des branches terminales sur l'horizontale, l'orientation foliaire planophile, c'est-à-dire dans un plan sensiblement horizontal, réalisent une adaptation à l'utilisation du rayonnement incident. Le mode sympodial de ramification, la plagiotropie, l'agencement en rameaux courts et rameaux longs, le rythme de leur apparition, les gradients morphologiques manifestes, la distichie foliaire, la position latérale des inflorescences, la périodicité reproductive et végétative, sont l'expression d'un programme génétique.

Dans des conditions déterminées, ces séquences s'ordonnent de façon prévisible suivant ce programme et réalisent le « modèle architectural » de l'arbre (= « modèle arborescent », selon HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., op. cit.). Une trentaine de modèles arborescents ont été décrits par ces auteurs, modèles presque tous tropicaux. Ils expriment, par une série de formes, « la stratégie de croissance en hauteur et d'occupation des espaces aériens et souterrains » (HALLÉ, F., 1973, com. or.). Dans nos régions tempérées, la plupart d'entre eux est éliminée par les rigueurs climatiques. Seuls subsistent des modèles complexes et spécialisés, comportant une forte densité de ramification et une grande capacité de régénération après traumatisme (brisures, effets de gel, etc.).

En première approximation, le port juvénile des arbres est « conforme au modèle initial ». Celui-ci, au cours de la croissance, ne persiste pas, le plus souvent, dans l'architecture de l'arbre. Au cours des «phases architecturales» successives, des méristèmes latents ou de nouveaux méristèmes, surnuméraires par rapport à ceux qui assurent seulement les ramifications séquentielles, sont activés. Ils produisent alors des ramifications supplémentaires, non prévisibles, d'apparition conditionnée par l'environnement (HALLÉ, F., 1975, com. or.). L'arbre « réitère » alors le modèle initial, en reprenant au départ la séquence de ramifications, mais de façon de plus en plus imparfaite ou réduite, à mesure de l'avancement de la croissance et de l'âge. Le phéno-

(1) Nous avons réalisé une étude inédite sur l'activité cambiale de huit essences, en forêt alluviale de l'Ill.



mène est particulièrement manifeste sous la forme de rejets de souche, de tronc, de branche, à la suite d'un traumatisme, d'une courbure anormale d'axe, d'une inclinaison exagérée du tronc (OLDEMAN, R.A.A., 1974 a et b). Cette « réitération » est cependant très générale et affecte le plus souvent la forme d'une ramification abondante (voir Planche IV). A la limite, la notion de réitération devient difficile à séparer de celle de ramification.

Quoi qu'il en soit, l'arbre dérive de l'arbre juvénile réalisant le modèle initial, par l'adjonction de « vagues de réitération », élaborant le tronc primaire et les branches maîtresses (« réitération arborescente »), les branches secondaires et d'ordres supérieurs («réitérations arbustive et suffrutescente»), pour finir par les dernières pousses (« réitération herbacée »). L'architecture de l'arbre, à ce stade, est « dégradée », par rapport à celle qui est réalisée dans le modèle initial.

En effet, la physionomie d'un arbre ne se confond pas avec son modèle architectural. Le Chêne et le Frêne par exemple, dans les mêmes conditions de croissance et de station, ont leur physionomie propre, que ce soit dans leur port en position libre ou dans leur port forestier (JACQUIOT, C., 1970). Ils relèvent pourtant du même modèle architectural (modèle de RAUH, in : HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., op. cit.), caractérisé par les axes tous orthotropes, à ramifications rythmiques, les inflorescences latérales. Les Ormes, Tilleuls, Hêtres, par contre, appartiennent au modèle de TROLL, défini par la différenciation plagiotrope de tous les axes aériens après courbure, une tendance à la croissance horizontale des rameaux, à la dorsiventralité, à la phyllotaxie distique (voir Planche ci-contre). De nombreuses espèces peuvent ainsi relever d'un même modèle architectural, tout en ayant une physionomie particulière dans leurs sujets jeunes ou mâtures, sous des conditions définies. Inversement, des convergences physionomiques sont souvent réalisées, à partir de modèles différents, en réponse, probablement, à des contraintes identiques de l'environnement : le Frêne commun (modèle de RAUH) et le Robinier (modèle de TROLL ?), émergeant de la voûte forestière présentent une cime identique dans sa forme en parasol, ressemblance qui est accentuée par la similitude des feuilles composées légères.

Quoique pauvre en formes, donc en modèles architecturaux, la flore ligneuse européenne n'a fait l'objet, jusqu'à présent, d'aucune étude sur cette base architecturale. Un tel inventaire paraît une condition préalable d'une recherche architecturale approfondie des forêts. La seule systématisation morphologique tentée sur la flore ligneuse tempérée semble, à notre connaissance, celle de TOMLINSON en Amérique du Nord (in : TOMLISON, P.B., GILL, A.M., 1973, op. cit.).

L'approche morphostructurale rappelée ci-dessus repose sur l'étude de l'activité méristématique et de son contrôle hormonal (KOZLOWSKI, T.T., 1971 ; ZIMMERMANN, M.H., BROWN, C.L., 1971 ; CHAMPAGNAT, P., 1973). Son application à l'étude de l'architecture forestière a été traduite en termes énergétiques par OLDEMAN, R.A.A. (1974a, op. cit.) dans son remarquable chapitre : « Esquisse d'un schéma fonctionnel de l'arbre. »

D'autres modèles fonctionnels ont été élaborés récemment, dans des directions différentes, en partant de la morphologie quantitative des arbres. En particulier, le *pipe model theory of the tree form* (SHINOZAKI, K., et all., 1964) s'applique aux études de productivité et biomasse forestières. Les modèles de PALTRIDGE, G.W. (1973), et les modèles analogiques de CROZE, J.P. (1974), de McMAHON, T.A. (1975), exprimant d'autres points de vue, sont d'un grand intérêt théorique. Une synthèse est-elle possible ?

planche IV

Orme de première grandeur, pièce maîtresse de la charpente forestière. Il symbolise, par son admirable architecture, la puissance de la vie végétale dans les forêts alluviales européennes, en particulier dans le fossé rhénan.

Hauteur totale : 37 m ; hauteur du tronc libre de branches : 14 m ; diamètre du tronc à 1,30 m : 0,91 m ; diamètre de la cime, en projection orthogonale sur le sol : 16 m.

Octobre 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

L'Orme est fréquemment atteint par un Champignon parasite, le *Ceratomyces ulmi* (Schw.) Moreau (JACQUIOT, C., 1970, op. cit.). Celui-ci peut provoquer le dessèchement de la cime, à la suite d'une obturation des vaisseaux conducteurs de sève (trachéomycose), et de l'émission de toxines par le mycélium (maladie systémique). La maladie de l'Orme, après avoir régressé en Europe, semble entrer depuis peu dans une nouvelle phase de virulence et menacer les peuplements (PINON, J., 1973). Les populations de la forêt alluviale rhénane semblent néanmoins peu affectées actuellement, comme en témoignent les nombreux et magnifiques exemplaires, d'apparence indemne.

⁂

L'architecture initiale, celle du modèle arborescent, n'est plus guère décelable dans la silhouette de cet exemplaire mâture, qui a subi les contraintes biologiques et physiques du milieu. Cependant on lui reconnaît une physionomie harmonieuse de port forestier, et l'on retrouve des éléments de symétrie du modèle initial. Alors que celui-ci est analysable sur le jeune arbre de l'ensemble d'avenir (Planche III), l'arbre adulte, appartenant à l'ensemble du présent (ensemble structural III), et plafonnant dans la voûte forestière, est un organisme entièrement « réitéré ».

Le tronc primaire, en effet, les troncs secondaires et d'ordres supérieurs, jusqu'aux ramifications les plus fines, traduisent les nombreuses « vagues de réitérations » : arborescentes, arbustives, suffrutescentes, herbacées, qui se sont accumulées au cours de la croissance. La périphérie de la cime de cet arbre encore vigoureux continue de s'étaler vers les espaces libres alentours, ce qui lui donne son port évasé d'arbre émergeant. Cette tendance à l'étalement est une manifestation d'un « comportement ripicole de l'arbre » (OLDEMAN, R.A.A., 1972). L'expansion accrue de la cime, par un surcroît de réitérations herbacées, suffrutescentes et même arbustives, s'effectue là où l'encombrement végétal est minimal et le niveau d'énergie radiante maximal. Ce phénomène est particulièrement visible sur les berges, en lisière des coupes et en bordure des chablis, où il contribue aux processus de cicatrisation de la forêt.



Le tronc surbaissé porte une cime ample. C'est le port « de taillis-sous-futaie » des forestiers, impliquant l'effet de ce traitement sylvicole, fréquent en forêt rhénane, sur les proportions de l'arbre. Ce port nous semble cependant caractéristique d'une structure originelle de futaie claire naturelle, indépendamment de l'intervention humaine. Il résulte de l'interaction de plusieurs facteurs conditionnant le profil microclimatique vertical (énergie radiante) et agissant sur l'élaguage naturel : 1) facteurs intrinsèques, comme les paramètres foliaires et l'utilisation du rayonnement ; 2) facteurs extrinsèques, liés à la compétition avec les plus proches voisins et aux phases du cycle sylvigénétique. La pratique sylvicole (éclaircies) s'appuie en partie sur la connaissance, au moins empirique, de ces facteurs (LAFOUGE, R., 1963 ; ROUSSEL, L., 1972). Pour les forêts rhénanes nous manquons totalement de données quantitatives sur les structures de la canopée ainsi que sur le microclimat forestier. Quoi qu'il en soit, une fourche apparaît fréquemment, qui matérialise l'inversion de la séquence morphologique de ramifications et de réitérations, au cours de la croissance de l'arbre. La position de cette fourche, ou de la plus basse branche maîtresse vivante des arbres mâtures se situe dans les forêts rhénanes entre 8 et 14 m au-dessus du sol, dépassant juste les ensembles structuraux suffrutescents et arbustifs, respectivement. Les niveaux de fourches des grands arbres définissent une surface ondulante, la « surface d'inversion morphologique ». Le toit de l'ensemble structural sous-jacent détermine une « surface d'inversion écologique », qui « moule » le précédent (« le taillis moule la futaie », des forestiers). En effet, au niveau de ce toit, le gradient d'encombrement végétal et le gradient microclimatique vertical subissent une modulation se répercutant sur le pouvoir d'expansion des cimes des arbres d'avenir ayant réussi à le dépasser. Soumises à une brusque augmentation du niveau énergétique, leurs cimes réitèrent abondamment et leur tronc primaire s'élague. OLDEMAN a noté un léger décalage entre ces surfaces d'inversion, celle d'inversion morphologique se situant plus haut que l'autre. Une inertie de la réponse à la variation rapide du gradient microclimatique, par l'arbre impliqué dans le processus, peut rendre compte du phénomène.

La fourche de l'arbre apparaît donc comme un repère architectural remarquable. Son interprétation concerne à la fois l'arbre et la forêt, les niveaux morphogénétique et sylvigénétique. Le relevé et la cartographie de ce repère, conjointement à ceux de la hauteur de la voûte, par inventaires linéaires suivant des gradients topographiques, permet de rechercher les secteurs forestiers ayant atteint une phase d'équilibre, avec stratification régulière. Or, cette proportion est faible, dans la forêt primaire guyanaise, où OLDEMAN a conçu cette méthode originale.

La forêt naturelle se présente le plus souvent comme une mosaïque de phases de reconstitution plus ou moins avancée, par suite des processus de rajeunissement, que ce soit sur un chablis ponctuel après la chute d'un arbre ou après catastrophe. La structure régulière, mâture, paraît donc très localisée. Dans les forêts vierges tempérées, des observations concordantes ont été faites. Quoique l'approche structurale de ces forêts par divers auteurs (voir avant-propos) soit différente, l'image de la forêt naturelle qui ressort de telles études « ne ressemble guère à la description de quelque chose d'immuable mais prend, par contre, les traits d'un processus actif dont quelques phases seulement supportent la comparaison classique avec une cathédrale gothique. L'idée de permanence, voire d'éternité, évoquée par cette comparaison, est très fausse dans le cas de la forêt dont la continuité ne peut être formulée qu'en termes d'une genèse cyclique » (OLDEMAN, R.A.A., 1974a, op. cit.).

planche V

Majesté de l'Orme champêtre, symbolisant la forêt alluviale à bois durs, ou le « triomphe du règne végétal » dans la vallée rhénane. Le faible empattement à la base, le rhytidome saillant en parallélépipèdes, sont bien caractéristiques de l'espèce, à la différence de l'Orme diffus, représenté sur la Planche VI. Sa frondaison est celle de la Planche IV.

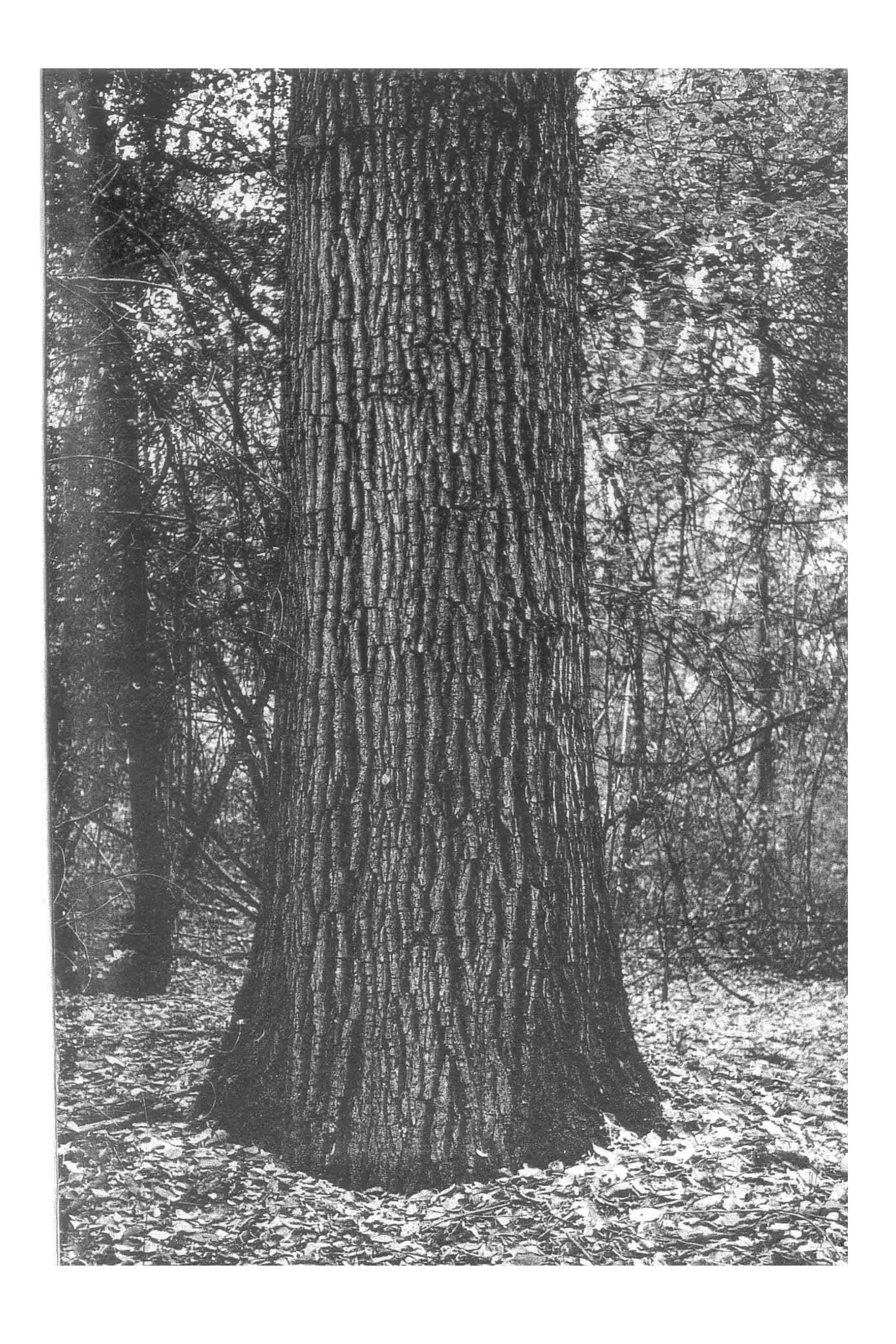
Octobre 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

Cet arbre, et d'autres, compte parmi les beaux spécimens de la forêt rhénane, sans atteindre toutefois les proportions de certains Conifères de la région (KLEIN, L., 1908 ; BOUVAREL, P., JACAMON, M., 1959). A plus forte raison ne saurait-il rivaliser avec les géants du monde arborescent (TIEMANN, H.D., 1935 ; MENNINGER, E.A., 1968).

Il est souvent fait référence aux dimensions imposantes qu'atteignent beaucoup de végétaux ligneux en forêt rhénane (Tab. I). Elles sont particulièrement frappantes dans le cas de lianes, d'arbustes, d'arbres d'espèces peu compétitives qui, dans le milieu rhénan, font preuve d'une vitalité exceptionnelle. Celle-ci est liée aux conditions de vie favorables et à la tolérance qu'offre la majorité des essences édificatrices de la forêt, ce qui entraîne une diminution de la compétition interspécifique. D'un autre côté, l'absence ou la rareté d'intervention sylvicole dans certains cantons abandonnés à la nature depuis longtemps, ont permi à des exemplaires de dépasser les dimensions et l'âge fixés normalement par le forestier, et d'exprimer leurs potentialités spécifiques, en accord avec le milieu.

On est généralement mal renseigné sur ces potentialités maximales, en raison du caractère fortement secondarisé de la plupart de nos forêts et aussi du manque d'observations et de mesures. Pas plus que les formes des végétaux ligneux, leurs caractères végétatifs, leur architecture, leurs dimensions maximales ne sont connues avec exactitude. Malgré leurs excellentes qualités, les ouvrages dendrologiques récents, clefs, guides, inventaires (LIEUTAGHI, P., 1969 ; ROL, R., TOULGOUAT, P., JACAMON, M., 1962-1968 ; SANTA, S., 1967 ; AMANN, G., 1972), comportent des lacunes. Quant aux Flores, leur imprécision sur tout ce qui se rapporte aux caractères végétatifs mentionnés, est totale, sauf exceptions. Ainsi, l'Erable champêtre est souvent considéré comme un buisson ou un petit arbre d'importance mineure. Or, il s'en trouve, en forêt rhénane, des exemplaires atteignant près de 30 m, soit la taille d'un arbre de première grandeur ! Généralement, les records d'âge et de dimensions signalés dans les ouvrages se réfèrent à des sujets cultivés dans des parcs, ou maintenus isolés ou en petits groupes en forêt pour des raisons historiques ou esthétiques, à l'abri de la concurrence.

Ces coordonnées spécifiques que sont l'âge (longévité) et les dimensions maximales, dans un milieu et des conditions données, n'ont pas qu'un intérêt de curiosité. En effet, elles appuient d'une part, dans un domaine pratique, les recherches sur la productivité des essences forestières (PARDÉ, J., 1961 ;



Riedacker, A., 1968) et fournissent des grandeurs significatives pour les écoystèmes forestiers, en liaison avec leur structure et leur fonctionnement (Ogawa, H., et coll., 1965). D'autre part, sur un plan fondamental, envisagées comme repères sur les courbes de croissance (asymptotes), elles ont une attribution énergétique définie, reliée au niveau de vigueur des plantes. Elles ont donc une signification précise dans l'étude des processus de rajeunissement et de vieillissement (Oldeman, R.A.A., 1974a, op. cit., pp. : 51-71, « Esquisse d'un schéma fonctionnel de l'arbre » : l'arbre y est considéré comme un organisme privilégié pour l'étude énergétique du vivant, en raison de sa capacité de stocker, sous forme de bois accumulé, les informations traduisant les vicissitudes de sa vie. Ces informations, épaisseurs des couches ligneuses, leurs densités, sont les « messages de l'arbre », utilisés en xylochronologie [1], cf. Polge, H., 1971). Enfin, les proportions extrêmes atteintes par les grands arbres permettent d'apprécier l'ordre de grandeur de la maille forestière, considérée comme son unité la plus fine de régénération, le chablis ponctuel. La trouée formée après la chute d'un grand arbre est le point de départ de divers processus de cicatrisation, en particulier le comportement ripicole des arbres de la bordure du chablis. Ceux-ci tendent à étaler leurs cimes vers le centre, et des successions floristiques d'espèces cicatricielles de courte longévité, puis d'espèces à longévité plus élevée du climax forestier concourrent par étapes progressives plus ou moins imbriquées, à la fermeture de la voûte. La longévité des arbres intervenant dans cette succession est intéressante à connaître, car elle fixe la durée potentielle du cycle de la révolution naturelle.

De telles observations nous manquent, pour la plupart des forêts tempérées, et en particulier, sur les forêts alluviales. Nous ne connaissons pas de manière précise les espèces cicatricielles et leur ordre de succession, dans diverses conditions, ni la durée, probablement variable, du cycle sylvigénétique. L'âge des peuplements les plus vieux, ceux qui auraient atteint un équilibre homéostatique, avec accroissement faible ou nul, s'il en existe en forêt rhénane, est difficile à estimer. Les forêts âgées le long du Rhin, d'une hauteur plafonnant entre 20 et 35 m, avec des exemplaires d'arbres isolés atteignant près de 40 m, ne semblent pas dépasser de beaucoup les 200-250 ans. D'abord, en raison de l'exploitation, de la constitution de la plupart des massifs restants sur des bancs stabilisés à la suite de l'aménagement du fleuve, depuis le siècle dernier seulement. D'autre part, il semblerait que le rythme sylvigénétique des forêts alluviales à bois durs soit relativement rapide – celui des forêts de Saules et Peupliers le serait encore plus, 100 à 200 ans maximum – sans atteindre les 300-500 ans, ou davantage, des forêts zonales sur substrat stable, Chênaies-Hêtraies, ou forêts montagnardes mixtes. Enfin, en forêt alluviale, l'abondance des lianes ligneuses pourrait aller dans le sens d'une accélération du rythme, par la compétition qu'elles exercent avec les arbres, en réduisant la longévité de ceux-ci, comme le suggèrent certains travaux récents (Planche IX).

---

[1] Nous avons effectué une étude, non encore publiée, de xylochronologie sur le Sapin, dans les Vosges.

planche VI

Accotements ailés, ou contreforts, d'un Orme diffus haut de 35 m. Ils présentent, dans une forêt européenne, un aspect insolite.

Juin 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

Dans nos régions, la tendance à la formation de véritables contreforts, nettement distincts de l'empattement commun à de nombreux arbres, se manifeste chez diverses espèces, même sur des exemplaires jeunes (Merisier, Aune glutineux, Epicéa, Orme diffus, etc.). Parfois ils prolongent les cannelures du tronc caractéristiques des individus âgés de Charme, d'Aubépine, d'Erable champêtre, leur conférant un aspect singulier. Ils sont le résultat d'un fonctionnement irrégulier du cambium vasculaire, des racines à la tige. Les conditions de leur apparition sont mal élucidées et ont donné lieu à bien des hypothèses (SCHNELL, R., 1970, p. 229-244). SENN, G. (1923-24) a suggéré l'effet mécanique du vent dans le développement des contreforts du Peuplier pyramidal planté. Pouvant surpasser en hauteur ceux de l'Orme diffus, ils assureraient à l'arbre un meilleur ancrage au sol.

L'ouvrage si documenté de KÖSTLER, J.N., et coll. (1968) sur les systèmes racinaires des arbres d'Europe occidentale et centrale, n'en fait guère la description. L'abondance de contreforts notables est soulignée, par contre, dans les forêts hyrcaniennes de basse altitude (= forêts caspiennes, en Iran), chez plusieurs espèces proches des nôtres : Chênes, Charmes, Tilleuls, Erables, Peupliers, etc. (op. cit. : ROL, R., 1956 ; EMBERGER, L., SABETI, H., 1962), mais avec une ampleur accentuée par le caractère même de ces forêts denses tempérées chaudes d'Asie occidentale. Le cliché ci-contre évoque aussi, de façon plus modeste encore, l'exemple classique de beaucoup d'arbres tropicaux.

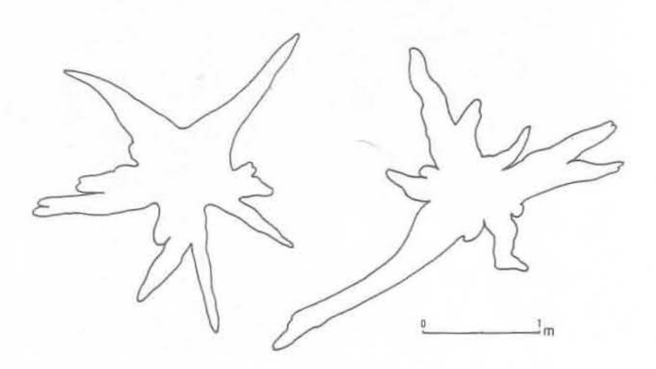


Fig. 2. Contreforts de deux Ormes diffus, au niveau du sol.



La base des troncs, mais aussi le haut des fûts et les branches maîtresses, sont les habitats privilégiés des Muscinées corticoles, les seules plantes épiphytes de nos forêts, avec des Lichens et des Algues. Certaines espèces leur sont particulièrement favorables, et des exemplaires âgés de Frênes, Ormes, Chênes, Erables, Saules blancs, Peupliers noirs, sont couverts d'épais manchons de ces Cryptogames. Les groupements bryophytiques épiphytes sont riches et variés en forêt rhénane. Cette abondance et diversité sont l'indice (BARKMAN, J.J., 1958), non seulement de substrats propices, mais aussi d'une humidité atmosphérique élevée, surtout en été, condition offerte par la forêt alluviale tempérée à hautes eaux estivales. C'est en bordure des *Giessen* surtout, sur les gros troncs dressés ou inclinés, que les Muscinées forment les groupements les plus denses. Le sol forestier, en effet, en est le plus souvent dépourvu, sauf localement, en raison de l'inondabilité, dans les conditions antérieures, et de la présence d'une épaisse litière de feuilles mortes pendant une partie de l'année (la litière est totalement dégradée et incorporée au sol dès le début de l'été, grâce à l'activité biologique très intense, tout au moins sur certains limons humides). Les souches, les troncs et branches pourrissant au sol, sont alors les seuls refuges pour les Muscinées. PHILIPPI, G. (1972) en a fait l'inventaire dans la vallée rhénane et a relevé près de 120 espèces de Mousses et d'Hépatiques, répartis en de nombreux groupements différenciés, dont la plupart sont épiphytiques.

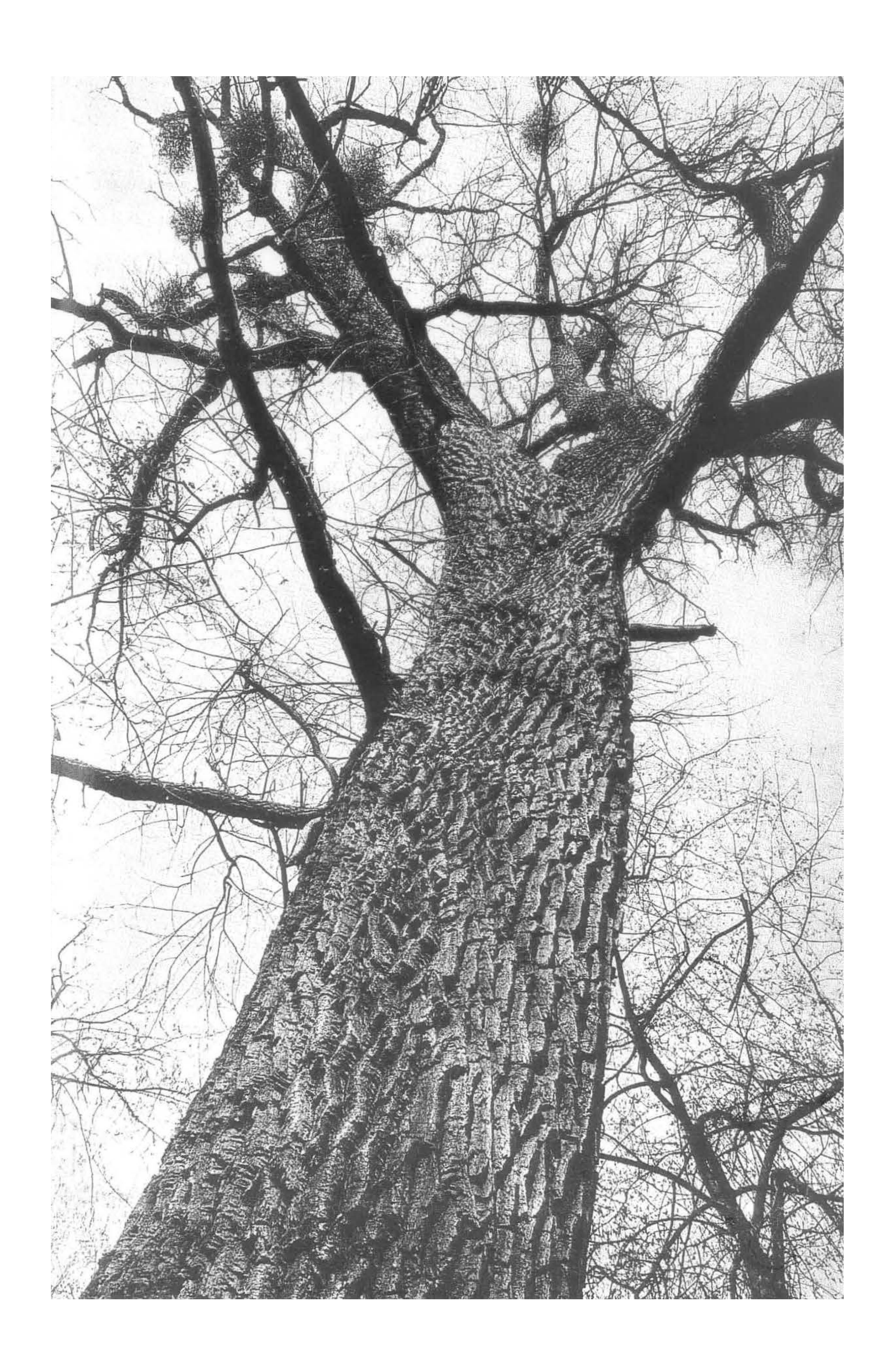
planche VII

Saule blanc, véritable monument naturel, de dimensions gigantesques, probablement proches des performances maximales de l'espèce. Hauteur : 35 m ; diamètre du tronc à 1,30 m : 1,18 m. Le fût, haut de 10 m, est droit, à écorce profondément crevassée. La cime est atteinte par le Gui.

Février 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

Le Saule blanc est, comme les autres espèces du genre, éminemment héliophile et colonisateur de substrats neufs *(Neulandsiedlung)*, instables (HAGÈNE, P., 1937) : bancs de graviers, de sable, dans le lit des fleuves, berges élevées (*Kopf, Kuppen, Wörth*), bas-fonds vaseux inondables (*Schollen, Schluth, Grund,* selon la toponymie rhénane ; WALTER, J.M., 1974, op. cit.), où il se comporte comme arbre amphibie, grâce à sa capacité de former des racines adventives, augmentant sa surface respiratoire (CHODAT, R., 1917). Les vieux Saules portent une abondante végétation de Muscinées corticoles (Planche VI), et dans les creux de bois pourrissant, surtout au sommet d'arbres taillés en têtard, s'accumule un terreau d'épiphytes (SITTLER, B., LOSSAINT, P., 1961). Cette espèce constitue des peuplements arborescents quasi monospécifiques, dans des conditions où elle se trouve à l'abri de la concurrence d'autres essences (« optimum écologique »). La structure de ces forêts alluviales à bois tendres (*Salicetum albae* Issl. 24) est simple, l'ensemble structural supérieur ouvert. Dans le sous-bois viennent fréquemment : Sureau noir, Houblon, Mancienne, Obier, Eglantier, Ronce, Iris des marais, etc. Les Saules ne se reproduisent que dans les trouées ouvertes par un coup de boutoir du fleuve, ou sur les marges exondées, en lisière. Malgré la grande perméabilité des cimes au rayonnement extérieur, les semis ne se développent qu'à plein découvert, sous forme de colonies massives, installées aux périodes d'exondaison. Les peuplements qui en dérivent ont une structure équienne. Le Saule blanc prospère également sur les berges de choc (rives concaves, abruptes; SEIBERT, P., 1968) des *Giessen,* ou dans de petites dépressions en arrière de ceux-ci, par pieds isolés ou en petits groupes. C'est dans cette situation, qu'il atteint ses dimensions extrêmes, sa vitalité maximale, constituant les arbres parmi les plus imposants de la forêt alluviale. Il est vraisemblable qu'il trouve alors, mélangé à d'autres essences, les conditions les plus favorables à sa croissance, proches de son « optimum physiologique ». Le Pin sylvestre, l'Aune glutineux, autres essences héliophiles pionnières, fournissent dans nos régions, et sur des substrats différents, d'autres exemples d'effets de la sélection exercée par le milieu sur la compétitivité des essences, se traduisant par des disjonctions dans la répartition.

D'autres Saules (RASTETTER, V., 1974), en particulier les espèces « déalpines » (Saules noir, noircissant, drapé...), descendus en plaine (« stations abyssales »), à la faveur du fleuve alpin, participent au complexe forestier. Ils se maintiennent, même sur levées, en futaies claires à bois durs, grâce à des conditions hydro-géomorphologiques particulières, comme reliques de



stades d'édification, à la suite d'une stabilisation du substrat [1], ou de phases de reconstitution de la forêt alluviale *(Entwicklungsrelikte)*. Ils peuvent atteindre de fortes dimensions, dans ces conditions. Ils se mêlent également à d'autres Saules (Saules blanc, pourpre, surtout), formant une frange arbustive, dans la zonation végétale des rives plates convexes, ou rives de glissement, des *Giessen (Salici nigricantis – Viburnetum opuli* MOOR, 1958).

« La bordure magnifique des Saules, qui embellissait autrefois les rives des fleuves de la plaine d'Alsace a disparu presque complètement. ...Des peuplements étendus de Saules ne se trouvent plus que dans le voisinage immédiat du Rhin et de ses bras vivants. Quiconque visite ces endroits est frappé du ton gris-verdâtre du feuillage. » Depuis cette observation d'ISSLER, E. (1923), le statut de ces forêts profondément originales s'est bien aggravé, et elles se présentent actuellement comme des reliquats d'un monde forestier sauvage, en voie d'élimination, ainsi qu'il a été dit plus haut. Les plus significatives d'entre elles, MUNCHHAUSEN, BEINHEIM, OFFENDORF, RHINAU-DIEBOLSHEIM, DAUBENSAND, cèdent devant les travaux rhénans, les gravières, les plantations de Peupliers. Au siècle dernier, leurs surfaces s'étaient réduites, par stabilisation du substrat, à la suite de l'aménagement du RHIN. A leur place, ont succédé divers types de forêts alluviales à bois durs, soit spontanément, soit par plantations forestières. Beaucoup de forêts à bois durs, arrivant à « mâturité » actuellement, montrent encore des traces de telles successions [1].

---

(1) Les modifications de station, induites par des facteurs extérieurs (érosion, sédimentation), non imputable à l'évolution du sol ou de la végétation, sont de règle au bord des cours d'eau *(Standortsüberlagerung :* MOOR, M., 1969).

planche VIII

Aubépine arborescente et Cornouiller sanguin lianescent, prenant appui sur son tronc.

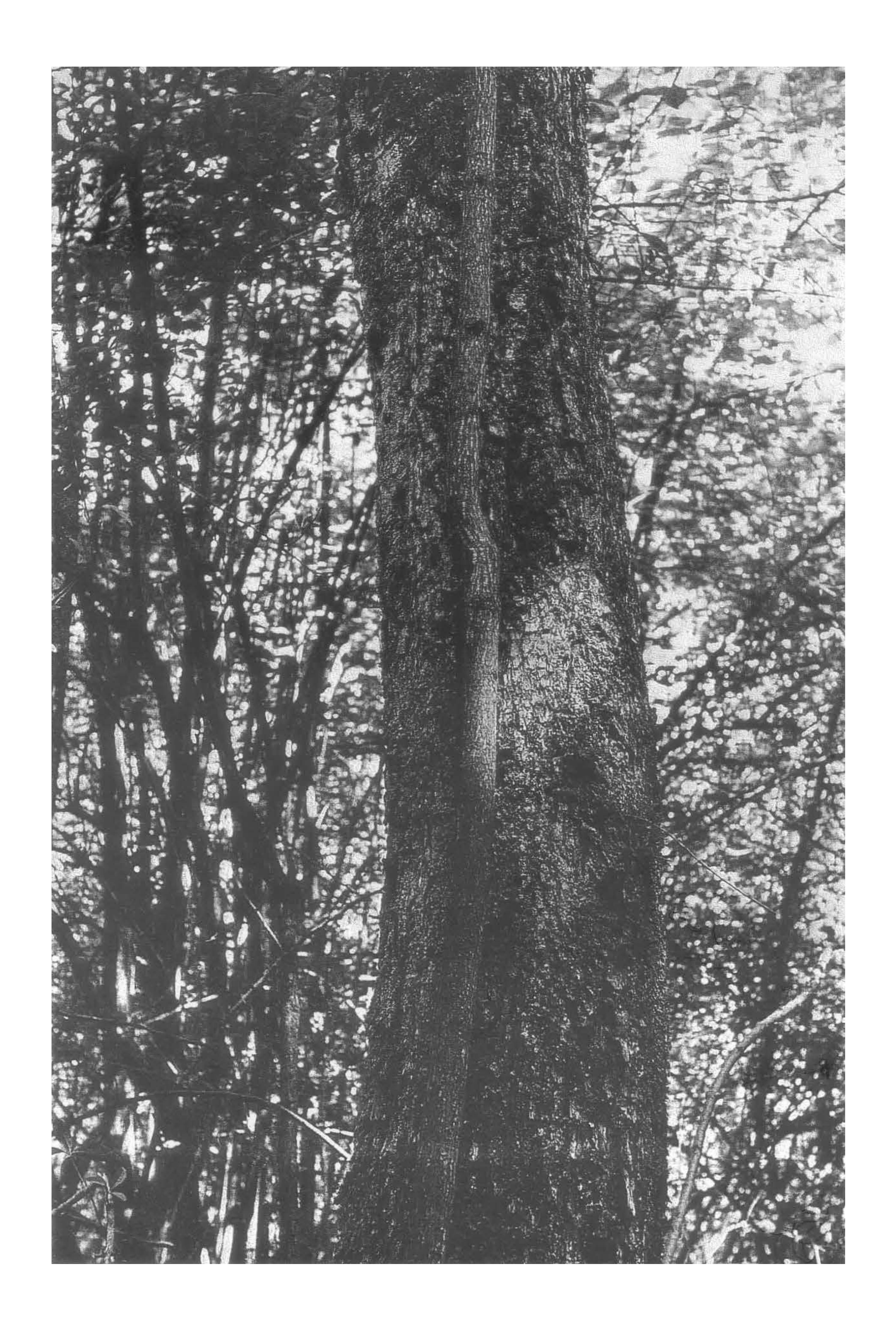
Juin 1973.
Forêt de SOMMERLEY, ERSTEIN, Bas-Rhin.

Une nette tendance au port arborescent, monocaule, à l'élongation accusée du tronc, s'observe fréquemment en forêt rhénane, chez des espèces par ailleurs typiquement arbustives, comme expression d'une forte compétition pour la lumière et des bonnes conditions de croissance. Les grands arbres manifestent, au contraire, une disposition à raccourcir leur tronc et à surdévelopper leur cime, dans les conditions écologiques de ces forêts.

L'Aubépine, le Fusain, le Noisetier, l'Epine-Vinette, le Nerprun, le Prunellier, sont souvent de petits arbres, et les Chèvrefeuille, Troëne, Cornouillers, des végétaux sarmenteux. Les Cornouillers, mâle et sanguin, traduisent le mieux cette plasticité morphologique : la tige est tantôt divariquée, tantôt monocaule, sarmenteuse ou auto-portante.

Ces observations ne sont pas entièrement nouvelles, mais leur importance sur le plan structural et phytosociologique mérite d'être relevée. En effet, CARBIENER, R. (1970, op. cit.) a montré que ces formes sont caractéristiques des forêts alluviales à bois durs, de l'association du *Querco-Ulmetum* Issl. 24. Le même auteur a, par ailleurs, analysé, avec une remarquable finesse, la répartition, la phénologie, la vitalité des nombreux arbustes des forêts humides de plaines d'Alsace-Bade, et a pu définir les vicariances écologiques des espèces ligneuses, le long des gradients géomorphologiques et climatiques du fossé rhénan (CARBIENER, R., 1974a, op. cit.). Ces arbustes sont, dans la forêt rhénane (CARBIENER, R., 1974c), intégrés à la futaie claire, même haute, comme le sont également les lianes ligneuses héliophiles (Clématite, Vigne). Leur confinement en lisière ou dans les coupes, au moins pour bon nombre d'entre elles, caractérise au contraire, les forêts de type RIED, sur des substrats plus argileux, où ils participent au manteau. Dans ces dernières, ils sont plus ou moins 1apidement éliminés par le recrû forestier, plus intolérant qu'en forêt rhénane, car comportant des essences d'ombre (Charme). Il s'agit là d'un effet extrêmement net du gradient hydro-géomorphologique, rappelé plus haut, sur le comportement des espèces, et se traduisant par une répartition différenciée suivant les stations.

Dans la dynamique forestière, ces arbustes et petits arbres jouent un rôle important, comme participant aux fourrés pré-forestiers et aux phases cicatricielles de reconstitution sur chablis. Dans l'architecture forestière, ils agissent, par les fortes densités qu'ils peuvent présenter, selon les conditions : 1) comme obstacle à la régénération des arbres de la futaie, au même titre que les lianes ligneuses (Planche X), en particulier les denses fourrés de Noisetiers sur limons, ou de Troënes, Prunelliers, Aubépines, sur des substrats plus secs, bancs de graviers, après éclaircies trop fortes, 2) comme éléments modelant les arbres en cours de croissance, desquels ils conditionneront le port forestier, l'espacement, en raison de la forte compétition qu'ils exercent sur eux, ce qui se répercute, en définitive, sur l'archi-



tecture de la voûte (Planche IV). Là encore, des différences s'observent entre les forêts rhénanes et celles du RIED de l'ILL. Alors que dans les premières les arbustes accompagnent généralement les arbres dans leur croissance, en leur opposant une forte concurrence, dans les dernières ils sont tôt éliminés par les arbres, qui poussent plus serrés, s'élaguent mieux et plus haut. De sorte que, dans les deux types forestiers écologiquement différenciés, mais traités de la même façon, sur le mode du taillis-sous-futaie, les arbres ont un tronc plus élancé et libre de branches en forêts du RIED de l'ILL, plus trappu et à fourche plus basse en forêt du RHIN.

Le rôle des arbustes est donc de toute première importance dans la dynamique et l'architecture arborescente et forestière.

planche IX

Lierres sur les berges d'un îlot fluviatile, en forêt à bois durs. L'exemplaire au centre, aux dimensions arborescentes, porte sa frondaison à plus de 30 m, par plusieurs fortes tiges, et fait corps avec un vieux Peuplier noir, à la cime défeuillée. Il subsiste plusieurs Lierres arborescents de cette taille en forêt rhénane, dont l'un, en Forêt de SOMMERLEY, possède un tronc unique de 30 cm de diamètre à 1,30 m du sol.

Vue prise en novembre 1974, dans l'admirable site de l'Ile de RHINAU. Les arbres sont déjà défeuillés – Ormes, Peupliers noirs, Frênes – alors que les arbustes portent encore leurs feuilles.

Le Lierre n'est pas une liane confinée aux forêts alluviales, mais il y montre, particulièrement dans le milieu rhénan, une vitalité exceptionnelle, caractéristique du type forestier (CARBIENER, R., op. cit.). Il trouve les meilleures conditions de croissance sur les levées sablo-limoneuses, au sol aéré à l'abri des inondations prolongées, en bordure des *Giessen*. L'humidité atmosphérique y est élevée, le préservant des méfaits du gel trop intense *(Frosttrokniss)*. On sait que ce sempervirent renouvelle ses feuilles, discrètement, en juin-juillet, fleurit en automne et fructifie en hiver (« phénatavisme », au sens de R. SCHARFETTER). Il est une de ces reliques tertiaires qui, comme le Houx, le Gui, appartenant à des familles surtout tropicales et subtropicales dans le monde actuel, prospèrent dans nos contrées à la faveur de l'océanité du climat (IVERSEN, J., 1944).



Comme toutes les lianes ligneuses, le Lierre est susceptible, lorsqu'il devient très vigoureux, d'entrer en compétition avec les arbres, ce qui lui vaut d'être souvent impitoyablement éliminé par les forestiers. Heureusement, son pouvoir d'expansion lui donne les moyens de survivre, et son sort ne risque pas de suivre celui de la Vigne sauvage (Planche XII). En forêt rhénane, nous avons la chance d'en observer encore aujourd'hui de beaux exemplaires, comme il vient d'être dit, et sur des arbres eux-mêmes fort bien portants, du moins en apparence. Sans doute, la tranquillité dont ont bénéficié jusqu'à ces dernières années certains cantons forestiers peu accessibles, leur a été favorable.

En fait, la concurrence entre la liane et l'arbre s'exerce, essentiellement, lorsque la cime de la première envahit celle du second. Le risque pour l'arbre de trouver sa vitalité amoindrie est d'autant plus grand, par ailleurs, qu'il est investi plus tôt par la liane. La frondaison de la liane, lorsqu'elle atteint de grandes dimensions, intercepte une partie du rayonnement nécessaire à l'arbre. Elle contrôle donc la production foliaire de l'arbre et sa pro-



ductivité. Ainsi, dans les forêts d'Asie du sud-est, OGAWA, H., et coll. (1965), KIRA, T., OGAWA, H. (1971), ont montré que la biomasse de l'arbre tuteur ajoutée à celle de la liane – si celle-ci présente de fortes dimensions – est égale à la biomasse de l'arbre de même volume, sans la liane. Ces auteurs pensent que des lianes nombreuses et puissantes, intégrées à la futaie, tendent à accélérer la sénescence des arbres et à précipiter le cycle de révolution naturelle.

***

La richesse et l'abondance des lianes ligneuses sont le propre des forêts tropicales. En forêt tempérées feuillues, c'est au bord des cours d'eau surtout, qu'elles peuvent acquérir une certaine ampleur, compte tenu de la pauvreté des zones tempéres forestières en formes ligneuses. Pour l'Amérique du Nord, KNAPP, R. (1965), dans le bassin du MISSISSIPI, HORVAT, I., et coll. (1974, op. cit.) dans celui du DANUBE, et CARBIENER, R., pour le RHIN, indiquent cette caractéristique comme particulière aux forêts alluviales. Les forêts alluviales sont, en effet, des forêts feuillues fondamentalement perturbées, et les lianes font partie de ces paysages forestiers instables (Planche X). Si en Europe le nombre de leurs espèces est particulièrement réduit, par contre leur abondance en individus est parfois remarquable, comme nous l'observons dans de hautes futaies le long du RHIN.

Aucun inventaire quantitatif n'en a pourtant jamais été réalisé, à notre connaissance, qui, par des études de distribution, d'abondance, de biomasse, de structure et dynamique des populations, pourrait en pays tempérés, contribuer à mieux faire comprendre le rôle des lianes dans la biocénose forestière. De telles recherches ont été entreprises en zone tropicale (ROLLET, B., 1969 ; HLADIK, A., 1974 ; les auteurs japonais mentionnés plus haut, entre autres). En forêt rhénane, seules la Clématite et la Vigne, héliophiles (Planche XII), ont une rapidité de croissance suffisante, leur permettant, à la différence du Lierre, de couvrir de grandes surfaces. Sans doute, ces différences de comportement et de tempérament expliquent-elles les rôles variés que ces lianes jouent dans la sylvigenèse.

planche X

Étrange paysage, dominé par des lianes – la Clématite – recouvrant de draperies quasi continues un ancien chablis, sur une berge de **Giessen.** Quelle que soit la cause de cet accident, coups de boutoir du fleuve, dans ce secteur encore inondable, écroulement d'arbres morts sur pied, tornade ayant eu prise sur la lisière ripicole, l'effet de perturbation forestière donne un aspect de jungle impénétrable. Le cycle de régénération forestière est momentanément interrompu, ou ralenti, jusqu'à la régression de la Clématite. Des semis d'arbres héliophiles pourront à nouveau se développer et initier la cicatrisation du chablis.

Novembre 1974.
Ile de RHINAU, Bas-Rhin.

Les jungles à lianes des forêts feuillues tempérées sont homologues de celles des régions chaudes. Des formes végétales autres que les lianes peuvent, en pays tropicaux, entraver la régénération forestière. Ce sont souvent les Monocotylédones: Bambousées (dont certaines sont lianescentes), grandes herbes hygrophiles, Marantacées, Musacées. Dans nos régions, à part les arbrisseaux et arbustes déjà mentionnés, les Ronces et les Graminées (Fétuques, *Calamagrostis,* Canches, Molinie...) sont antagonistes des arbres, lorsque les conditions ambiantes leur permettent un développement massif. Ce sont les problèmes bien connus des tapis de Fétuque en Sapinières, des Ronces en Chênaies-Hêtraies et Charmaies, des envahissements de Canches, de Molinie, après coupes à blanc, éclaircies trop brutales, difficultés qui s'ajoutent aux remontées de nappe, et qui accompagnent souvent d'autres méfaits de la monoculture. La régénération naturelle de la forêt peut être compromise, mais le problème se situe à l'échelle des besoins humains d'économie forestière. Si les dégradations ne sont pas irréversibles, dans des milieux particulièrement labiles, la forêt se reconstitue, avec la lenteur des processus naturels (échelle séculaire, voire pluriséculaire). Dans bien des cas, les difficultés de régénération proviennent de l'aggravation, d'origine anthropique, de processus se déroulant normalement dans la nature.

Dans la forêt rhénane, en définitive, tout se passe comme si les lianes jouaient, suivant les espèces et les conditions ambiantes, un rôle double, antagoniste : celui d'accélérateur de la sylvigenèse (Lierre, Clématite, Vigne), par le contrôle qu'elles exercent sur la longévité des grands arbres, celui d'inhibiteur de la sylvigenèse (Clématite, Vigne), par l'entrave qu'elles opposent à l'installation et au développement des semis d'arbres.



Alors que les connaissances sur l'anatomie, la morphologie, parfois la physiologie, la biochimie et la génétique (Vigne, Houblon...) des lianes se sont fort étendues, la biologie de la reproduction, l'architecture végétative et la dynamique de croissance (OLDEMAN, R.A.A., 1974a, op. cit., pp. 87-88 ; CREMERS, G., 1973-74), l'écologie de ces organismes singuliers, restent encore mal connues.

Bien que la clef de ces problèmes se trouve pour une grande part dans le monde tropical, même nos familières Clématites sont loin de nous avoir livré tout le secret de leur assaut à la cime des arbres

planche XI

Tige d'une Clématite remarquable, prenant appui sur un Chêne pédonculé, en pleine futaie. Sa frondaison atteint 30 m environ et s'étale dans la cime du Chêne.

Juin 1973.
Forêt de Sommerley, Erstein, Bas-Rhin.

TABLEAU I

MENSURATIONS DE QUELQUES ARBRES REMARQUABLES EN FORÊT RHÉNANE

Dimensions en mètres / Essences	Hauteur totale	Hauteur du fût	Diamètre du fût à 1,30 m	Diamètres de la cime (1)
Saule blanc	35 *(30)*	10	1,18 *(1,30)*	—
—	34	10	0,86	—
—	33	14	1,09	—
Orme champêtre	37 *(47)*	12	0,91 *(4,47)*	16-16
Orme diffus	35 *(35)*	14	0,75 (2)	—
Peuplier noir	36 *(37)*	—	1,19 *(2,00)*	20-20
Frêne commun	38 *(40)*	12	1,16 *(1,70)*	26-25
Platane (3)	53 *(50)*	—	1,26 *(15,24)*	—
Erable champêtre	25 *(25)*	5	0,67 *(0,70)*	16-15
—	24	10	0,51	11-11
Aune blanc	22 *(25)*	9	0,20	—
Aubépine	15	—	0,23	—
—	17 *(10)*	—	0,20 *(0,70-1,60)*	—
Fusain	*11* (7)	—	0,14	—
—	9	—	0,18	—
Lierre	30 *(30)*	—	0,18	
—	—	—	0,32 *(1,00)*	—
Clématite	30 (?) *(30)*	—	0,12 *(0,04)*	—

(1) Diamètres perpendiculaires de la cime projetée verticalement sur le sol.
(2) A 2 m du sol, vers la limite des contreforts (Planche VI).
(3) Parc de l'Orangerie (Strasbourg), milieu rhénan.
Les hauteurs ont été mesurée au dendromètre Blume Leiss, les diamètres au ruban triple-mètres compensé.
Entre parenthèses : valeurs extrêmes trouvées dans la littérature.



planche XII

La Vigne déploie ses feuilles et ses vrilles dans la cime d'un grand Poirier, sous une averse d'automne.

Début octobre 1974.
Forêt d'Elisabethenwörth, Russheim près de Karlsruhe.

Monument de la forêt alluviale, et relique Tertiaire de nos Flores (Geissert, F., 1962 ; Levadoux, L., 1956 ; Rives, M., 1975), la Vigne sylvestre ne survit qu'en quelques points dans le fossé rhénan, après y avoir été abondante (Lauterborn, R., 1938, p. 200-203). Sa régression massive, générale en Europe et sur le pourtour méditerranéen, a débuté au milieu du siècle dernier. Dans la vallée rhénane elle a été très rapide (Issler, E., 1938 ; Kirchheimer, F., 1946), comme s'est accélérée celle d'une autre relique, la Châtaigne d'eau (*Trapa natans* L.), pour des raisons différentes.

La population actuelle de cette Vigne, dans le fossé rhénan, est réduite à environ 50 exemplaires, répartis entre une dizaine de stations, souvent à l'état d'individu isolé, donc sans descendance possible (Schumann, F., 1974). La micropopulation de la presqu'île de Ketsch (Philippi, G., 1968), entre Speier et Mannheim, forme le noyau le plus important (36 pieds, rigoureusement protégés, et dont la régénération est poursuivie dans un *Schonwald,* une forêt traitée de manière à y maintenir l'équilibre original des espèces). Nous proposons, avec d'autres, la réimplantation de la Vigne sylvestre dans les secteurs encore inondables de la forêt ello-rhénane, tout spécialement dans l'admirable site de l'île de Rhinau-Diebolsheim, en vue de la reconstitution d'une richesse forestière profondément altérée, de la même façon que la réintroduction du Castor en Forêt de Markolsheim-Mackenheim a concrétisé son enrichissement faunistique (Waechter, A., 1969).

L'amenuisement des populations de cette liane ligneuse résulte d'une combinaison de facteurs, les uns directs, comme l'utilisation des tiges pour les fascines des digues, l'élimination systématique des lianes par les forestiers, l'effet des guerres, des dévastations de forêts, les autres plus indirects, affectant les conditions de vie et la compétitivité de la plante, liés à la rationalisation sylvicole et à l'aménagement du Rhin, supprimant la dynamique fluviale. Ce dernier facteur semble être essentiel pour la régénération de notre liane très héliophile. Il est révélateur aussi du rôle supposé joué par celle-ci, identique à celui de la Clématite, mais dans un habitat différent, de cicatriseur de trouées et, éventuellement, d'accélérateur de la sylvigenèse : c'est sur les sols inondables et relativement instables, dans la forêt fréquemment perturbée, qu'elle trouvait ses conditions de survie.

Ces deux lianes fournissent un remarquable exemple de vicariance écologique entre espèces, remplissant les mêmes fonctions dans la communauté forestière, et qui se relayent au long d'un gradient écologique (Whittaker, R.H., 1965, op. cit.). La pression de sélection exercée par le milieu alluvial (inondabilité) fait qu'elles ne sont pas rigoureusement sympatriques, c'est-à-dire à distribution concordante, sinon elles s'excluraient mutuellement. La suppression des inondations aurait avantagé la Clématite, sensible à celles-ci. Cette explication est vraisemblable, mais aucune étude quantita-



tive sur la compétition entre les deux lianes n'a vu le jour, à notre connaissance, qui viendrait étayer cette hypothèse.

La diécie fonctionnelle chez la Vigne sauvage, d'ailleurs associée à un dimorphisme sexuel (feuilles), ainsi que la dissémination endo-zoochore (ornithochorie, cf VAN DER PILJ, R., 1972, op. cit.) des petites baies bleues-violacées (HEGI, G., 1925) – peut-être moins efficace, dans ce cas, comparée à celle, anémochore, des nombreux fruits à aigrettes produits chez la Clématite – ont probablement contribué à diminuer les chances de la Vigne, face aux exigences nouvelles du milieu. Il a été constaté, en outre, aussi bien dans la vallée rhénane que dans le bassin du DANUBE, une proportion d'environ 5 pieds mâles pour 1 pied femelle, dans ces populations sauvages relictuelles. Ce déséquilibre, lié au déclin des populations, se traduit également dans une réduction du polymorphisme (KIRCHHEIMER, F., 1955) (1).

Si ce n'est par ses fleurs, trop discrètes, que la Vigne sauvage participait à la beauté de nos forêts alluviales, du moins son feuillage somptueux d'automne, d'un lumineux pourpre, s'épanouissant dans la cime des arbres, et le bleu de ses grappes, lui valaient-ils la comparaison avec les plus remarquables lianes du monde (MENNINGER, E.A., 1970).

***

L'intérêt de la conservation des ressources génétiques forestières – dont la Vigne et le Poirier sylvestres illustrent dans nos régions ce qu'est un *Gene center* local, ou régional, source de la variabilité des populations sauvages des végétaux ligneux (LINDER, R., 1959), utilisable en amélioration des plantes cultivées – n'est plus à démontrer.

Etendue à tous les arbres forestiers, la réalité de la provenance, comme l'ensemble des caractères sélectionnés par un milieu variable sur les diverses populations composant une espèce, à travers son aire de répartition plus ou moins vaste (GALOUX, A., 1919, op. cit.), s'impose, en particulier pour les essences utiles à l'homme, en génétique et amélioration forestière (BOUVAREL, P., 1974 ; POLGE, H., 1973).

Avec le morcellement de l'aire forestière rhénane et la régression accélérée des lambeaux résiduels, les populations des espèces ligneuses, particulièrement les moins sociales ou compétitives d'entre elles, s'amenuisent au point de ne plus offrir une distribution représentative, ou analysable, des caractères, au sein d'écosystèmes trop étriqués pour résister aux bouleversement du milieu rhénan. Sans doute le rôle de ces massifs comme « creusets » de la variabilité génétique des espèces ligneuses est-il désormais illusoire, et répond-il plus à quelque considération théorique qu'à une réalité encore tangible.

---

(1) « *Die um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts vorhandene Polymorphie der* Vitis silvestris *besteht nicht mehr. Vielleicht ist der sexuelle Dimorphismus in der Belaubung erst als Folge des dem Aussterben genäherten Rückganges der Formenzahl hervorgetreten* ». « Le polymorphisme présent chez *Vitis silvestris* vers le milieu du siècle dernier n'existe plus. Peut-être le dimosphisme sexuel du feuillage apparaît-il d'abord comme la conséquence d'une régression fatale de la pluricité des formes. »

Flore ligneuse de la forêt alluviale rhénane à bois durs

O Espèce subspontanée

□ Espèce rare,
le chiffre entre parenthèses indique la longévité maximale pour l'espèce [1].

A – ARBRES DE PREMIÈRE GRANDEUR

(25 m à plus de 40 m), ensemble structural III

1 **Acer campestre** L. (Acéracée), Érable champêtre ; sméd. subatl. (200)
2 **Acer platanoides** L. (Acéracée), Érable plane ; cont. moy. (150-500 ?)
3 **Acer pseudoplatanus** L. (Acéracée), Érable sycomore ; subatl. sméd. (subalp.), (400-600 ?)
4 O **Aesculus hippocastanum** L. (Hippocastanacée) ; Marronnier ; Balkans or. (200-300)
5 **Alnus glutinosa** L. Gaertn. (Bétulacée), Aune glutineux ; euras. subocéan. sméd. (120)
6 **Alnus pubescens** Tausch (Bétulacée), Aune (**A. glutinosa** x **A. incana**)
7 **Betula pendula** Roth (Bétulacée), Bouleau ; no. euras. subocéan. (120)
8 **Carpinus betulus** L. (Bétulacée), Charme ; cont. moy. (150)
9 **Fagus silvatica** L. (Fagacée), Hêtre ; subatl. sméd. (300)
10 **Fraxinus excelsior** L. (Oléacée), Frêne commun ; subatl. sméd. (250)
11 O **Juglans regia** L. (Juglandacée), Noyer ; méd. or. (euras.), (300-400)
12 □ O **Juglans cinerea** L. (Juglandacée), Noyer d'Amérique ; N. Am.
13 O **Platanus acerifolia** Willd. (Platanacée), Platane ; méd. or. (500-1000 ?)
14 **Populus alba** L. (Salicacée), Peuplier blanc ; méd. sméd. euras. (300-400)
15 **Populus canescens** Sm. (Salicacée), Grisard (**P. alba** x **P. tremula**), (100)
16 **Populus nigra** L. (Salicacée), Peuplier noir ; sméd. euras. (200-300)
17 **Populus tremula** L. (Salicacée), Tremble ; no. euras. (100)
18 **Prunus avium** L. (Rosacée), Merisier ; subatl. sméd. (100-200)
19 **Quercus robur** L. (Fagacée), Chêne pédonculé ; euras. subocéan. sméd. (500-1200 ?)
20 O **Robinia pseudacacia** L. (Papilionacée), Robinier ; N. Am. (400)
21 **Salix alba** L. (Salicacée), Saule blanc ; méd. euras. subocéan. (150)
22 **Tilia cordata** Mill. (Tiliacée), Tilleul ; cont. moy. (1000)
23 **Ulmus glabra** Huds. (Ulmacée), Orme de montagne ; euras. subocéan. sméd. (400)
24 **Ulmus laevis** Pall. (Ulmacée), Orme diffus ; cont. moy. (250)
25 **Ulmus minor** Mill. (Ulmacée), Orme champêtre ; sméd. cont. moy. [2] (400-500)

---

(1) D'après Hegi, G., Fournier, P., Oberdorfer, E., Amann, G., Mathieu, A. ; ce sont des ordres de grandeur vraisemblables, sur le peu que l'on sait de la longévité des arbres. Celle-ci, génétiquement programmée, dépend de l'interaction de nombreux facteurs. Sa connaissance, au moins approximative, pour les espèces édificatrices de la forêt, dans une région donnée et un milieu de vie défini, est précieuse dans l'estimation de la durée du cycle sylvigénétique (révolution naturelle).

(2) On observe des formes intermédiaires (par introgression) des trois espèces d'Ormes en présence.

B – LIANES LIGNEUSES

Ensemble structural III

1 **Clematis vitalba** L. (Renonculacée), Clématite ; sméd. subatl. circ. (30-50 ?)
2 **Hedera helix** L. (Araliacée), Lierre ; subatl. sméd. (400-1000 ?)
3 □ **Vitis silvestris** C. Gmel. (Vitacée), Vigne sauvage ; sméd. (100 ?)

C – ARBRES DE DEUXIÈME GRANDEUR

(18-25 m), ensemble structural II

1 ○ **Acer negundo** L. (Acéracée), Érable ; N. Am. (150)
2 **Alnus incana** L. Moench. (Bétulacée), Aune de montagne ; no. (cont.), subalp. (50)
3 **Betula pubescens** Ehrh. (Bétulacée), Bouleau ; no. subocéan. (100)
4 **Malus silvestris** L. Mill. (Rosacée), Pommier sauvage ; euras. sméd. (200)
5 **Pirus piraster** Burgs. (Rosacée), Poirier sauvage ; sméd. (200)
6 **Prunus padus** L. (Rosacée), Cerisier à grappes, Bois-puant ; no. euras. (cont.), (80-160)

D – PETITS ARBRES ET ARBUSTES ÉLEVÉS

(8-18 m), ensemble structural I

1 **Berberis vulgaris** L. (Berbéridacée), Epine-Vinette ; méd. or. cont. moy. (50 ?)
2 **Cornus mas** L. (Cornacée), Cornouiller mâle ; méd. or. (100)
3 **Cornus sanguinea** L. (Cornacée), Cornouiller sanguin ; sméd. subatl. (30-80 ?)
4 **Corylus avellana** L. (Bétulacée), Noisetier, Coudrier ; subatl. sméd.
5 **Crataegus monogyna** Jacq. (Rosacée), Aubépine ; sméd. subatl. (100-500 ?)
6 **Evonymus europaeus** L. (Célastracée), Fusain ; subatl. sméd.
7 **Ilex aquifolium** L. (Aquifoliacée), Houx ; atl. sméd. (100-300 ?)
8 **Prunus fruticans** Weihe (Rosacée), Prunellier ; euras. subocéan. sméd. (40-80)
9 **Rhamnus cathartica** L. (Rhamnacée), Nerprun ; euras. sméd. (100)
10 **Rhamnus frangula** L. (Rhamnacée), Bourdaine ; no. euras. subocéan. (60)
11 **Salix daphnoides** Vill. (Salicacée), Saule noir ; subalp. (no.)
12 **Salix incana** Schrank (Salicacée), Saule drapé ; subalp. sméd.
13 **Salix nigricans** Sm. (Salicacée), Saule noircissant ; no. subalp.
14 **Salix purpurea** L. (Salicacée), Saule pourpre ; sméd. euras. subocéan.
15 **Sambucus nigra** L. (Caprifoliacée), Sureau noir ; subatl. sméd. (100)
16 □ **Staphylea pinnata** L. (Staphyléacée), Faux Pistachier ; méd. or. cont. moy.

E – ARBRISSEAUX

(0,5-8 m), ensemble structural 0

1 **Daphne mezereum** L. (Thyméléacée), Bois joli ; euras. (cont.)
2 **Ligustrum vulgares** L. (Oléacée), Troène ; sméd.
3 **Lonicera xylosteum** L. (Caprifoliacée), Chèvrefeuille ; euras. (cont.) sméd.
4 **Rosa arvensis** Huds. (Rosacée), Rosier ; subatl. sméd.
5 **Rosa canina** L. (Rosacée), Eglantier ; euras. subocéan. sméd.
6 **Rubus caesius** L. (Rosacée), Ronce ; euras. subocéan. sméd.
7 **Rubus fruticosus** L., espèce collective (Rosacée), Ronce ; no. subatl. sméd.
8 **Viburnum lantana** L. (Caprifoliacée), Mancienne, Viorne ; sméd.
9 **Viburnum opulus** L. (Caprifoliacée), Obier ; euras. subocéan.
10 **Viscum album** L. (Loranthacée), Gui ; euras. subatl. sméd. (semi-parasite, rattachée aux ensembles structuraux II et III).

Ces 60 espèces ligneuses, dont 28 sont des arbres élevés ou de grandes lianes, appartiennent à 24 Familles. 41 parmi ces espèces, souvent à large répartition eurasiatique ([3]), sont méridionales (méd., sméd), donc thermophiles pour nos régions.

Remarque : Le regroupement des espèces en ensembles structuraux n'a rien de rigide. Certaines espèces peuvent participer de plusieurs ensembles, suivant les conditions locales.

Abbréviations des éléments floristiques (Oberdorfer, E., 1970) :

atl. : atlantique, plantes liées étroitement à la façade maritime de l'Europe.

cont. : continental, plantes de la zone des steppes eurasiatiques, à répartition transcontinentale ; *cont. moy. :* – moyen, plantes des forêts caducifoliées d'Europe centrale et orientale.

circ. : circumpolaire.

euras. : eurasiatique, plantes de la zone des forêts caducifoliées ; – *subocéan :* plantes à répartition surtout occidentale ; — *cont. :* plantes surtout continentales orientales.

méd. : méditerranéen.

no. : nordique, plantes liées aux forêts boréales de Conifères ; *no. sbalp. :* – subalpines, plantes des forêts subalpines ; – *cont. :* plantes à concentration continentale ; – *sbocéan. :* à répartition boréo-subocéanique.

N. Am. : d'Amérique du Nord.

or. : oriental.

sméd. : subméditerranéen.

subatl. : subatlantique.

([3]) D'une extrémité à l'autre de leur aire de répartition (Walter, H., Straka, H., 1970), ces espèces présentent une variabilité morphologique et éco-physiologique considérable (provenances, écotypes : cf. *Ulmus minor* Mill., *Populus alba* L., *in* Rol R., 1956).

Bibliographie

AMANN, G., 1972 : Bäume und Sträucher des Waldes. 11e éd., *Neumann,* Melsungen, 231 p.

BALLION, R., 1975 : La fréquentation des forêts. *Rev. Forest. Franç., 27,* 2 : 155-170.

BARKMAN, J.J., 1958 : Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. *Van Gorcum & Co,* Assen, 628 p.

BARTHELMESS, A., 1972 : Wald-Umwelt des Menschen. *Alber,* München, 332 p.

BECKER, M., 1971 : Une technique nouvelle d'utilisation des photographies hémisphériques pour la mesure du climat lumineux en forêt. *Ann. Sci. Forest.,* 28, 4 : 425-442.

BETOLAUD, Y., 1967 : Des forêts en héritage. *2000 - Revue de l'aménagement du territoire et du développement régional. No spécial : « Parcs régionaux »,* 4 : 28-30.

BOUCHON, J., LEMÉE, G., *et coll.,* 1973 : Cartes et notice des sols du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en Forêt de Fontainebleau. *PBI, CNRS (RCP 165),* Paris, 12 p., 3 cartes.

BOUDRU, M., 1968 : La futaie claire. *Bull. Rech. Agron. Gembloux, 3,* 2 : 249-253.

BOURGENOT, L., 1973 : Forêt vierge et forêt cultivée. *Rev. Forest. Franç., 25,* 5 : 339-360.

BOURGENOT, L., 1975 : Futaie régulière ou jardinée ? ou comment traiter les futaies irrégulières. *Rev. Forest. Franç., 27,* 3 : 179-184.

BOUVAREL, P., JACAMON, M., Les Epicéas remarquables du Kertoff (Forêt domaniale de Vologne). *Bull. Soc. Bot. France, 106 :* 128-130.

BOUVAREL, P., 1974 : L'adaptation écologique des arbres forestiers. Application à la sélection. *in :* PESSON, P., *Ecologie forestière, Gauthier-Villars,* Paris, pp. : 155-173.

CARBIENER, R., 1969 : Le grand Ried d'Alsace. Ecologie d'un paysage. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse,* no 734 : 15-44.

CARBIENER, R., 1970 : Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidental : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. *Vegetatio,* 20, 1/4 : 97-148.

CARBIENER, R., 1974 a : Le Rhin et l'Alsace. Histoire de l'évolution des rapports entre l'homme et un grand fleuve. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse,* no 757 : 61-69.

CARBIENER, R., 1974 b : Die linksrheinischen Naturräume und Waldungen der Schutzgebiete von Rhinau und Daubensand (Frankreich) : eine pflanzensoziologische und landschaftsökologische Studie. *in : Das Taubergiessengebiet, Die Natur und Landschaftsschutzgebiet Baden-Württenbergs,* Bd : 7 : 438-535.

CARBIENER, R., 1974 c : Bemerkungen zur Problematik Wald-Mantel-Saum in ökologischer Sicht am Beispiel eines intrazonalen thermo- und hygrophilen Vegetationskomplexes : die Auenwälder des Oberrheingrabens. *in : Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation* (Rinteln, 1968) R. TÜXEN, pp. : 195-197.

CHAMPAGNAT, P., 1973 : Les formes végétales. *La Recherche,* 4, 32 : 223-233.

CHARTIER, P., 1966 : Etude du microclimat lumineux dans la végétation. *Ann. Agron.,* 17, 5 : 571-602.

CHODAT, R., 1917 : La biologie des Plantes. Les Plantes aquatiques. *Atar,* Genève, 312 p.

CORNER, E.J.H., 1946 : Suggestions for botanical progress. *The New Phytologist,* 45, 2 : 185-192.

CORNER, E.J.H., 1949 : The Durian theory or the Origin of the Modern Tree. *Ann. of Bot.,* NS, *13,* 52 : 367-414.

CORNER, E.J.H., 1964 : The Life of Plants. *Weidenfeld and Nicolson,* London, 315 p.

CREMERS, G., 1973-74 : Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale. *Candollea, 28* : 249-280 ; *29* : 57-110.

CROZE, J.P., 1974 : Un modèle analogique de la croissance et de la ramification chez un végétal. Cas du Gui *Viscum album* L. *Thèse 3e cycle, Lyon,* no 399, 60 p., offset.

DEVÈZE, M., 1965 : Histoire des forêts. *PUF, Que sais-je ?* Paris, 128 p.

DIETERICH, H., MÜLLER, S., SCHLENKER, G., 1970 : Urwald von Morgen. Bannwaldgebiete der Landesforstverwaltung Baden-Württenberg. *Ulmer,* Stuttgart, 174 p.

Ducrey, M., 1975 : Utilisation des photographies hémisphériques pour le calcul de la perméabilité des couverts forestiers au rayonnement solaire. *Ann. Sci. Forest., 32,* 2 : 73-92 ; *32,* 4 : 205-221.

Duvigneaud, P., 1974 : La synthèse écologique. *Doin,* Paris, 296 p.

Ellenberg, H., 1959 : Typen tropischer Urwälder in Peru. *J. Forest. Suisse, 110,* 1 : 169-188.

Ellenberg, H., 1963 : Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. *Ulmer,* Stuttgart, 943 p.

Emberger, L., Sabeti, H., 1962 : Forêts denses intertropicales et forêts caspiennes humides. *Naturalia monspeliensia,* Sér. Bot., *14 :* 55-61.

Fournier, P., 1946 : Les Quatre Flores de la France. *P. Lechevalier,* Paris, 1091 p.

Fröhlich, J., 1945 : Urwaldpraxis. *Neumann,* Berlin, 200 p.

Fröhlich, J., 1947a : Les enseignements de la forêt vierge. *J. Forest. Suisse,* Août-Sept. : 318-323.

Fröhlich, J., 1947b : Über Vorkommen, Zusammensetzung und Aufbau der Südosteuropäischen Laubmisch-Urwälder. *J. Forest. Suisse,* Avril : 165-169.

Galoux, A., 1969 : Diversification génécologique régionale chez les espèces ligneuses feuillues. *Oecol. Plant., 4,* 1 : 1-14.

Geissert, F., 1962 : Nouvelle contribution à l'étude de la Flore Pliocène des environs de Haguenau. *Bull. Serv. Carte Géol. Als. Lor., 15 :* 37-49.

Gohl, H., Krebs, E., 1975 : La forêt vivante. *Bibliothèque des Arts,* Paris, 207 p. Trad. Franç. C.C. Seraïdain, *Albert Müller Verl.,* Rüschlikon, Zürich.

Gomez-Pompa, A., 1971 : Posible papel de la vegetación secundaria en la ecolución de la Flora tropical. *Biotropica, 3,* 2 : 125-135.

Gounot, M., 1969 : Méthodes d'études quantitatives de la végétation. *Masson,* Paris, 314 p.

Grulois, J., 1967 : La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Extinction du rayonnement global, tropismes et paramètres foliaires. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 100,* 2 : 315-334.

Hagène, P., 1937 : Observations et expérimentations sur la migration des espèces des alluvions fluviatiles. *Bull. Soc. Sci. Bourgogne, 7 :* 101-106.

Hallé, F., Oldeman, R.A.A., 1970 : Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Masson,* Paris, 178 p.

Hegi, G., 1925 : Illustrierte Flora von Mittel-Europa. *J.F. Lehmanns,* München, V/1, pp. : 359-425.

Heller, H., 1963 : Struktur und Dynamik von Auenwäldern. *Beitr. Geobot. Landes Schweiz,* Bern, n° 42, 75 p.

Hladik, A., 1974 : Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *C.R. Acad. Sc. Paris,* sér. D, *278 :* 2527-2530.

Horn, H.S., 1975 : Forest succession. *Scientific American, 232,* 5 : 90-98.

Horvat, I., Glavac, V., Ellenberg, H., 1974 : Vegetation Südosteuropas. *Fischer,* Stuttgart, 768 p.

Issler, E., 1922-29 : Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. 1re partie – Les forêts, A. – Les associations d'arbres feuillus. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar,* NS, *17 :* 1-67.

Issler, E., 1938 : La Vigne sauvage (*Vitis silvestris* Gmelin) des forêts de la vallée rhénane est-elle en voie de disparition ? *Bull. Ass. Philom. Als. Lor., 8,* 5 : 413-416.

Iversen, J., 1944 : *Viscum, Hedera* and *Ilex* as climate indicators. A contribution to the story of the post glacial temperate climate. *Geol. Fören. Forhandl., 66 :* 463-483.

Jacquiot, C., 1970 : La Forêt. *Masson,* Paris, 160 p.

Jacquiot, C., 1973 : Un problème d'écologie appliquée, la gestion et la sauvegarde des forêts françaises. *Bull. Ecol., 4,* 3 : 203-207.

Janzen, D.H., 1970 : Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat., 104 :* 501-528.

Jones, E.W., 1945 : The structure and reproduction of the virgin forest of the North Temperate Zone. *The New Phytologist, 44 :* 130-148.

Juillard, E., 1949 : Une carte des formes du relief dans la plaine d'Alsace-Bade. *Inform. Géogr., NS, Morphologie, 13,* 3 : 116-120.

KARPATI, I., KARPATI, V., The periodic rythm of the flood-plain forests in the flood area of the Danube between Vác and Budapest. *Act. Bot. Acad. Sci. Hungar., 8,* 1/2 : 59-91.

KIRA, T., SHIDEI, T., 1967 : Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol., 17,* 2 : 70-87.

KIRA, T., SHINOZAKI, K., HOZUMI, K., 1969 : Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant & Cell Physiol., 10 :* 129-142.

KIRA, T., OGAWA, H., 1971 : Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. *in : Productivity of forest ecosystems,* UNESCO, Paris (1968), pp. : 309-321.

KIRSCHHEIMER, F., 1946 : Das einstige und heutige Vorkommen der wilden Weinrebe im Oberrheingebiet. *Z. Naturforsch., 1 :* 410-413.

KIRSCHHEIMER, F., 1955 : Über das Vorkommen der wilden Weinrebe in Niederösterreich und Mähren. *Z. Bot., 43 :* 279-308.

KLEIN, L., 1908 : Bemerkenswerte Bäume im Grossherzogtum Baden (Forstbotanisches Merkbuch). *K. Winter's Universitätsbuchhandlung,* Heidelberg, 372 p.

KNAPP, R., 1965 : Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika. *Fischer,* Stuttgart, 373 p.

KOZLOWSKI, T.T., 1971 : Growth and Development of Trees. *Academic Press,* N.Y., vol. 1 : 443 p. ; vol. 2 : 514 p.

KÖSTLER, J.N., BRÜKNER, E., BIBELRIETHER, H., 1968 : Die Wurzeln der Waldbäume. *P. Parey,* Berlin, 284 p.

LABERCHE, J.C., 1971 : Description et déterminisme de l'implantation naturelle du Pin sylvestre sur une pelouse sèche en Forêt de Fontainebleau. *Thèse 3e cycle,* Paris, 86 p.

LAFOUGE, R., 1964 : Le taillis-sous-futaie et ses problèmes. *ENEF, Nancy,* 51 p. *ronéo.*

LARCHER, W., 1973 : Ökologie der Pflanzen. *Ulmer, UTB,* Stuttgart, 320 p.

LAUTERBORN, R., 1938 : Der Rhein. Naturgeschichte eines deutschen Stromes. *Lauterborn, R.,* Ludwigshafen, Vol. 2, 439 p.

LEMÉE, G., 1966 : Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. France, 113 :* 305-323.

LEMOINE, B., 1975 : Essai de synthèse biomathématique des aspects concurrentiels, écologiques, morphologiques et cycliques de la croissance du Pin maritime des Landes de Gascogne. *Oecol. Plant., 10,* 2 : 141-167.

LEVADOUX, L., 1956 : Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann. Amél. Plantes, 6 :* 59-118.

LIEUTAGHI, P., 1969 : Le livre des arbres, arbustes et arbrisseaux. *Robert Morel Ed.,* Les Hautes Plaines, Mane, Hte-Provence, 2 vol., 1 381 p.

LINDER, R., 1959 : Les populations naturelles de Pommiers et de Poiriers de la Hardt. *Bull. Soc. Bot. France, 106 :* 131-138.

MALDAGUE, M.E., 1970 : Agriculture et Forêts. *Conf. Europ. Cons. Nat.,* Strasbourg (1970), 78 p. ronéo.

MATHIEU, A., 1876 : Flore forestière. *Berger-Levrault,* Paris, 618 p.

MC MAHON, T.A., 1975 : The Mechanical Design of Trees. *Scientific American,* 233, 1 : 93-102.

MENNINGER, E.A., 1968 : Fantastic Trees. Marvels and monstrosities of the arboreal World. *The Viking Press,* N.Y., 304 p.

MENNINGER, E.A., 1970 : Flowering Vines of the World. An Encyclopedia of climbing Plants. *Hearthside Press Inc.,* N.Y., 410 p.

MOLINIER, R., MÜLLER, P., 1938 : La dissémination des espèces végétales. *Rev. Gén. Bot., 50 :* 53 e.s.

MOOR, M., 1969 : Zonation und Sukzession am Ufer stehender und fliessender Gewässer, *Vegetatio, 17,* 1/6 : 26-32.

NOIRFALISE, A., 1968 : Aménagement des forêts. *Série « Sauvegarde de la Nature en Europe », Conseil de l'Europe,* Strasbourg, 28 p.

OBERDORFER, E., 1953 : Der Europäische Auenwald. *Beitr. Naturk. Forsch. SWDtl., 12 :* 23-70.

OBERDORFER, E., 1970 : Pflanzensoziologische Excursionsflora für Suddeutschland. *Ulmer,* Stuttgart, 987 p.

OGAWA, H., YODA, K., OGINO, K., KIRA, T., 1965 : Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand, II. *Nature & Life in South-East Asia, 4 :* 49-80.

OGLESBY, R.T., et coll., 1972 : River Ecology and Man. *Academic Press,* N.Y., 492 p.

OKALI, D.U.U., 1966 : A comparative study of the ecologically related Tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior. J. Ecol., 54 :* 129-141 ; 54 : 419-425.

OLDEMAN, R.A.A., 1972 : L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia,* sér. 2, *12,* 2 : 253-265.

OLDEMAN, R.A.A., 1974a : L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM,* no 73, Paris, 204 p.

OLDEMAN, R.A.A., 1974b : Ecotope des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie, 28,* 4 : 487-520.

OLDEMAN, R.A.A., 1976 : Architecture and Energy Exchange of Dicotyledonus Trees in the Forest. *in : Tropical Trees as Living Systems. 4th Cabot Symposium, Harvard University* – Harvard Forest, Petersham, Massachussets, April 26-30, 1976 (résumé).

PALTRIDGE, G.W., 1973 : On the Shape of Trees. *J. Theor. Biol., 38 :* 111-137.

PARDÉ, J., 1961 : Dendrométrie. *ENEF,* Nancy, 350 p.

PHILIPPI, G., 1968 : Die Pflanzenwelt des Naturschutzgebiets Ketscher Rheininsel. *Naturschutz. u. Bildung,* Stuttgart, pp. : 134-140.

PHILIPPI, G., 1972 : Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. *Beitr. Naturk. Forsch. SWDtl., 31 :* 5-64.

PILJ, L. VAN DER, 1972 : Principles of Dispersal in Higher Plants. 2nd Ed., *Springer,* Berlin, 162 p.

PINON, J., 1973 : Les Ormes en péril. *La Recherche, 4,* 36 : 700-701.

POLGE, H., 1971 : Le message des arbres. *La Recherche, 2,* 11 : 331-338.

POLGE, H., 1973 : Facteurs écologiques et qualité du bois. *Ann. Sci. Forest., 30,* 3 : 307-328.

POPESCU-ZELETIN, I., DISSESCU, R., 1964 : Structure des peuplements vierges du Penteleu. *Rev. Roum. Biol., Sér. Bot., 9,* 5 : 307-327.

RAPP, M., 1971 : Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *CNRS, PBI, RCP 40,* Paris, 187 p.

RASTETTER, V., 1974 : Les Saules et les Peupliers d'Alsace. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse,* no 757 : 113-116.

RIEDACKER, A., 1968 : Méthodes d'estimation de la biomasse d'un arbre. Rapport stage DEA, Fac. Sci. Orsay. *Doc. INRA, CNRF,* Nancy, 40 p. ronéo.

RIEDACKER, A., 1968 : Méthodes indirectes d'estimation de la biomasse des arbres et des peuplements forestiers. *Doc. INRA, CNRF,* Nancy, 24 p. ronéo.

RIVES, M., 1975 : Les origines de la Vigne. *La Recherche, 6,* 53 : 120-129.

ROLLET, B., 1969 : Etudes quantitatives d'une forêt dense sempervirente de la Guyane vénézuélienne. *Thèse de Doctorat d'Etat,* Toulouse, 619 p. ronéo, 94 fig. tab. graph., 9 pl. h. t.

ROISIN, P., 1975 : La forêt des loisirs. *Les Presses Agronomiques de Gembloux,* Bruxelles, 234 p.

ROL, R., 1956 : Etudes écologiques et systématiques sur la flore ligneuse de la région caspienne. *FAO,* Rome, rapport ronéo.

ROL, R., TOULGOUAT, P., JACAMON, M., 1968 : Flore des arbres, arbustes et arbrisseaux. 4 vol. : plaines et collines, montagnes, région méditerranéenne, essences introduites. *La Maison Rustique,* Paris.

ROUSSEL, L., 1972 : Photologie forestière. *Masson,* Paris, 144 p.

SANTA, S., 1967 : Identification hivernale des plantes ligneuses de la Flore de France. I, Plantes à feuillage caduc. *Naturalia Monspeliensia,* Sér. Bot., *18 :* 1-192.

SCHARFETTER, R., 1953 : Biographien von Pflanzensippen. *Springer,* Wien, 546 p.

SCHNELL, R., 1970 : Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 2 vol. *Gauthier-Villars,* Paris, 951 p.

SHINOZAKI, K., YODA, K., HOZUMI, K., KIRA, T., 1964 : A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. I, basic analysis ; II, further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol., 14 :* 97-105 ; *14 :* 133-139.

SCHUMANN, F., 1974 : Untersuchungen an Wildreben in Deutschland. *Vitis, 13,* 3 : 198-205.

SEIBERT, P., 1968 : Influence de la végétation naturelle le long des torrents, des rivières et des canaux en rapport avec l'aménagement des rives. *in : Eaux douces, Conseil de l'Europe, Sauvegarde de la Nature, Strasbourg,* pp. : 35-71.

SENN, G., 1923 : Über die Ursachen der Brettwurzelbildung bei der Pyramiden Pappel. *Verh. Naturf. Ges. Basel, 35 :* 405-435.

SITTLER, B., LOSSAINT, P., 1961 : Humidification du bois dans les troncs creux des Saules *(Salix alba* L.). Evolution de quelques propriétés biochimiques au cours de la décomposition *in situ. Bull. Ass. Philom. Als. Lor., 11,* 2 : 76-88.

SLOOVER, J.R. de, LEBRUN, J., MARYNEN, T., 1965 : Portée adaptative de quelques caractères foliaires des strates ligneuses de trois types de forêts belges. *Bull. Acad. Roy. Belg.,* Cl. Sc., *51 :* 1231-1262 ; *52 :* 640-671.

Soc. d'étude de la Flore d'Alsace, 1965 : Flore d'Alsace. D'après ISSLER, E., LOYSON, E., WALTER, E., Strasbourg, 637 p.

STERN, K., ROCHE, L., 1974 : Genetic of forest ecosystems. *Springer,* Berlin.

STOCKER, O., 1969 : Die Stoffproduktion in Urwäldern und anderen Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht. *Floristisch- soziologischen Arbeitsgemeinschaft,* NF, *14 :* 422-434.

TCHOU, Y.T., 1948-49 : Etudes écologiques et phytosociologiques sur les forêts riveraines du Bas-Languedoc *(Populetum albae). Vegetatio, 1 :* 2-28 ; 93-128 ; 217-257 ; 347-384.

TERRASSON, F., 1973 : Inconscient, forêt, loisirs, nature. *Aménagement et Nature,* nº spécial « Espaces verts et loisirs », nº 31.

TIEMANN, H.D., 1935 : What are the largest trees in the World ? *J. For., 38.* 11 : 903-915.

TOMLINSON, P.B., GILL, A.M., 1973 : Growth Habits of Tropical Trees : Some Guiding Principales. *in : Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America, A Comparative Review. B.J. Meggers et coll. ed., Smithsonian Inst. Press,* Washington, pp. : 129-143.

TREBUGOV, S.S. 1941 : Les forêts vierges montagnardes des Alpes dinariques. *Comm.* SIGMA, 78, Montpellier, 116 p.

TREPP, W., 1974 : La futaie jardinée. *Informations Hespa,* Lucerne, 65 p.

VENET, J., 1967-70 : La forêt en relation avec son milieu. La forêt source de produits. Les méthodes de la sylviculture. Doc. de travail, nºs 1, 2, 3, 5. Enigref, Nancy.

WAECHTER, A., 1969 : Le Castor et sa possible réintroduction dans le Ried. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse,* nº 734 : 71-72.

WALTER, H., 1968 : Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II. Die gemässigten und arktischen Zonen. *Fischer,* Jena und Stuttgart, 1 001 p.

WALTER, H., 1973 : Allgemeine Geobotanik. *Ulmer, UTB,* Stuttgart, 256 p.

WALTER, H., STRAKA, H., 1970 : Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik (Einführung in die Phytologie, Bd. III, Teil 2.). *Ulmer,* Stuttgart, 2e éd., 478 p.

WALTER, J.M., 1973 : Une forêt riveraine rhénane remarquable : la Forêt de Sommerley (Bas-Rhin). *in :* Etude écologique du bassin de Plobsheim et de la forêt de Sommerley (Bas-Rhin). *Université Louis Pasteur,* Strasbourg, 86 p.

WALTER, J.M., 1974 : Les dernières forêts alluviales rhénanes en Alsace-Bade. *Bull. Ass. Philom. Als. Lor., 15 :* 101-112, 11 pl. h. t.

WALTER, J.M., 1976 : Esquisse structurale d'une forêt alluviale rhénane d'Alsace. *En préparation.*

WENDELBERGER-ZELINKA, E.., 1952 : Die Vegetation der Donauauen bei Wallsee. *Schr.-reihe Oberösterr. Landesbaudirektion,* 11 : 196 p.

WENDELBERGER, G., 1973 : Überschwemmte Hartholzauen ? Ein Beitrag zur Ökologie der Mitteleuropäischen Auenwälder. *Vegetatio, 28,* 5/6 : 253-281.

WENDELBERGER, G., et coll., 1975 : Ökosystem Auwald. *Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung,* Wien, 54 p.

WHITTAKER, R.H., 1965 : Dominance and diversity in land plant communities. *Science,* N.Y., *147 :* 250-260.

ZIMMERMANN, M.H., BROWN, C.L., 1971 : Trees. Structure and Function. *Springer,* Berlin, 336 p.

ZUKRIGL, K., ECKHARDT, G., NATHER, J., 1963 : Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der Niederösterreichischen Kalk-Alpen. *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn,* Heft 62, 244 p.